

160-008

ÉLÉMENTS DE MORPHOLOGIE
DES VERTÉBRÉS

DU MÊME AUTEUR

- Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. *Thèse de la Faculté des Sciences de Paris*, 1888, p. 1-116, pl. I-VIII, et *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, tome VI, 1888.
- Développement post-embryonnaire du rein de l'Ammocète. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, septembre 1890, p. 399-401.
- Développement des aortes chez l'embryon du Poulet. *Journal de l'Anatomie*, 1892, p. 2-27, pl. I-II.
- Embryologie. — Livre XI de l'Anatomie humaine de TESTUT, 1^{re}-5^e éd. 1894-1905.
- Sur le dilatateur de la pupille chez l'Homme. *Archives d'Anatomie microscopique*, tome I, 1897, p. 374-383, pl. XVI.
- Structure des ganglions lymphatiques de l'Oie. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, décembre 1901, p. 1014-1015, en collaboration avec M. FLEURY.
- Les lymphatiques du tube digestif de la Torpille. *Archives d'Anatomie microscopique*, t. V, 1902, p. 378-456, pl. XIII-XIV.
- Lymphatiques valvulés et ganglions lymphatiques. *Bibliographie anatomique*, tome XII, 1903, p. 19-31.
- Étude sur le cœur des Lamproies avec quelques remarques sur l'anatomie comparée du cœur des Cyclostomes. *Archives d'Anatomie microscopique*, tome VI, 1903, p. 283-384, pl. XI-XII.
- Sur les arcs viscéraux et leur rôle topographique chez les Vertébrés. *Archives d'Anatomie microscopique*, tome X, fasc. I, 1908, p. 1-122, pl. I-III.
- Un problème de l'Évolution. — La théorie de la récapitulation des formes ancestrales au cours du développement embryonnaire. 1 vol. Coulet, Montpellier, 1908, p. 1-244, pl. I-IV.
- Précis de technique histologique et embryologique. Collection Testut, 2^e édition, p. 1-467, pl. I-XII. Paris, O. Doin, 1909.
-

BVI-12



ÉLÉMENTS

DE

MORPHOLOGIE DES VERTÉBRÉS

ANATOMIE ET EMBRYOLOGIE COMPARÉES
PALÉONTOLOGIE ET CLASSIFICATION

PAR

L. VIALLETON

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Avec 304 figures, dont 28 en couleurs,
et 21 tableaux dans le texte.

PARIS

OCTAVE DOIN ET FILS, ÉDITEURS

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

—
1911

Tous droits réservés.

AVANT-PROPOS

Ce livre réunit, dans un cadre nouveau, les notions d'Embryologie et d'Anatomie comparées, de Paléontologie et de Zoologie systématique indispensables pour comprendre la structure des Vertébrés et par suite celle de l'Homme.

Il s'adresse aux étudiants en médecine, aux étudiants en sciences naturelles, et en général à tous ceux qu'intéressent l'organisation, le développement et la filiation des animaux.

Je ne veux point dire par ces derniers mots que la Morphologie des Vertébrés suffise pour l'étude de ces questions et qu'il faille négliger la connaissance des animaux inférieurs à laquelle on doit tant de brillantes découvertes, je veux simplement faire remarquer que la Morphologie des Vertébrés offre, pour cette étude, des avantages particuliers tenant à la nature même des êtres dont elle s'occupe.

L'organisation des Vertébrés présente en effet un intérêt spécial, parce que, si elle est la plus compliquée de toutes, elle est aussi la mieux connue, et, à certains points de vue, la clef des autres. Ce qu'il y a de plus solide dans nos connaissances sur le système nerveux, par exemple, repose presque exclusivement sur l'expérimentation faite chez les Vertébrés. D'autre part, la complication de la structure de ces animaux, leur taille et leur genre de vie exigent entre leurs organes des relations bien définies, et font nettement ressortir certains caractères majeurs de l'organisation, comme la subordination et la corrélation des parties.

Le développement, c'est-à-dire la différenciation progressive des organes, se présente aussi chez les Vertébrés avec une grande évidence et une grande ampleur. Entre le cerveau d'une Lamproie et celui d'un Homme il y a place pour des séries diverses, de complication croissante, que l'on ne retrouve nulle part ailleurs, et l'on pourrait en dire autant pour d'autres organes. En outre, comme le squelette suffit pour faire connaître d'une manière satisfaisante toute la structure d'un animal, les restes fossiles des Vertébrés permettent de suivre le développement de leur organisation avec beaucoup de précision et de rigueur, depuis des périodes très reculées de l'histoire de la Terre.

Grâce aux documents paléontologiques et aux données, chaque jour plus étendues, de l'Anatomie et de l'Embryologie comparées, on peut essayer de reconstituer avec assez de vraisemblance la généalogie des diverses formes, et dans certains cas même, la Paléontologie a fourni à cet égard des renseignements vraiment surprenants par leur exactitude et par leur nombre. Il est donc relativement facile de trouver parmi les Vertébrés des exemples typiques de filiation.

Les principales sources de la Morphologie sont l'Embryologie et l'Anatomie comparées. Ces deux sciences ont fourni la matière des deux premières parties de ce livre, consacrées à l'Embryologie (principalement l'Embryologie topographique), et à l'étude des systèmes et des appareils. Il ne faut pas cependant

s'attendre à trouver ici toute l'Anatomie et toute l'Embryologie comparées des Vertébrés, même résumées, mais seulement ce qui, dans chacune de ces sciences, intéresse plus particulièrement la Morphologie.

Pour connaître la Morphologie d'un groupe il ne suffit point d'étudier les organes de quelques types bien choisis, il faut voir aussi ce que sont ces types eux-mêmes, comment ils se sont développés historiquement en se diversifiant, et comment ils se relient entre eux; il faut en un mot recourir à la Paléontologie et à la Zoologie systématique.

C'est ce que j'ai fait, en donnant, dans la troisième partie, un tableau sommaire des formes fossiles et vivantes, illustré de graphiques représentant à la fois le développement paléontologique et la distribution actuelle des Vertébrés. Cet exposé ne prétend nullement remplacer les descriptions zoologiques, il vise simplement à donner un cadre permettant de situer les différentes formes et de voir rapidement leurs rapports réciproques. Il m'a paru d'autant plus nécessaire qu'il n'existe nulle part, à ma connaissance du moins, sous cette forme à la fois élémentaire et suffisamment développée cependant pour renfermer tous les groupes ayant au moins la valeur d'un sous-ordre, parfois même d'une simple famille. Le mode de représentation adopté dans les tableaux n'est pas sans inconvénients, je les ai indiqués à diverses reprises, en essayant en même temps de justifier ma manière de faire.

La quatrième partie est consacrée à l'étude de l'évolution chez les Vertébrés. Elle résume les caractères de l'évolution paléontologique, discute, à propos de l'évolution embryologique, la loi biogénétique fondamentale et cherche à tirer les conclusions résultant de ce double examen.

Ces conclusions, comme tout le livre lui-même, sont nettement évolutionnistes. Depuis le premier jusqu'au dernier chapitre, l'évolution a été partout suivie comme le guide sûr, seul capable d'expliquer les faits, et la troisième partie renferme un grand nombre d'exemples de filiations se rapportant aux divers groupes. Mais pour faire comprendre l'évolution d'une manière exacte et en donner une idée nette, bien différente du schéma fantaisiste qui a cours dans le grand public, il fallait examiner de près les données acquises, préciser la valeur de bien des termes et dissiper certains malentendus. C'est ce qui a été fait dans le dernier chapitre.

Un livre portant sur des sujets aussi divers renferme à coup sûr des omissions et des erreurs. Ceux qui voudront poursuivre l'étude d'une des questions que j'ai traitées corrigeront aisément ces défauts à l'aide de la bibliographie donnée à la fin de chaque chapitre. Cette bibliographie n'est pas complète, naturellement; elle indique autant que possible les travaux importants, récents, ou qui renferment de nombreux renseignements bibliographiques et peuvent servir de point de départ pour de nouvelles recherches. Certaines publications, surtout parmi les plus récentes, n'ont pas pu être consultées ou n'ont pas pu être utilisées parce qu'elles me sont parvenues trop tard. Elles sont indiquées simplement à titre de renseignement.

Mes éditeurs, MM. O. Doin et fils, ont doublement droit à mes remerciements, d'abord pour avoir bien voulu se charger d'un livre nouveau dont le titre n'est pas classique, ensuite pour le soin qu'ils ont mis à l'éditer et la libéralité avec laquelle ils m'ont laissé disposer de l'espace et des figures nécessaires.

L. VIALLETON.

Montpellier, le 25 octobre 1910.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION.	1
§ 1 ^{er} . — La Morphologie et ses différentes sources. La Morphologie des Vertébrés.	1
§ 2. — Les unités morphologiques des divers ordres. L'individu et sa forme chez les Vertébrés.	9
§ 3. — Analogie et Homologie.	11
§ 4. — Les éléments des descriptions morphologiques : organes, systèmes et appareils. — Plan de ce livre.	14
 PREMIÈRE PARTIE. — NOTIONS GÉNÉRALES	
D'EMBRYOLOGIE.	19
 CHAPITRE PREMIER. — LES FEUILLETS GERMINATIFS ET LA PREMIÈRE ÉBAUCHE DE LA CONFIGURATION EXTERNE DU CORPS	19
§ 1 ^{er} . — Origine des feuillets et formation de l'embryon d'Amphioxus. .	19
§ 2. — Origine des feuillets et formation de l'embryon des Sélaciens. .	23
§ 3. — Premières différenciations des feuillets.	30
 CHAPITRE II. — EMBRYOLOGIE TOPOGRAPHIQUE.	45
 SECTION I. — LA TÊTE ET LE COU.	46
Article 1 ^{er} . — La bouche et les organes olfactifs.	46
Article II. — Les arcs viscéraux et leur rôle topographique.	63
§ 1 ^{er} . — Arcs viscéraux et région branchiale chez les Ichthyopsidés. .	63
§ 2. — Arcs viscéraux des Amniotes à la période d'état.	82
§ 3. — Annexes et dérivés branchiaux.	88
§ 4. — Transformation de la région branchiale chez les Amniotes. Formation du cou.	93
§ 5. — Résumé.	97
 SECTION II. — LE TRONC.	99
§ 1 ^{er} . — Définition du tronc, ses limites, sa constitution.	99
§ 2. — Cloisonnement de la cavité du tronc.	115

	Pages.
SECTION III. — LA QUEUE ET LES MEMBRES.	134
Article I ^{er} . — La queue.	134
Article II. — Les membres.	138
 DEUXIÈME PARTIE. — SYSTEMES ET APPAREILS.	145
 CHAPITRE PREMIER. — TÉGUMENT.	145
I. — Peau.	145
II. — Annexes de la peau.	149
A. Organes de protection.	149
B. Organes sensoriels de la peau.	156
C. Glandes.	160
D. Glandes mammaires.	161
III. — Phylogénie des annexes tégumentaires.	164
 CHAPITRE II. — SQUELETTE.	167
Introduction.	167
I. — Squelette axial.	173
§ 1 ^{er} . — Constitution initiale et caractères généraux des vertèbres.	173
§ 2. — Colonne vertébrale envisagée dans son ensemble.	182
§ 3. — Le crâne.	190
§ 4. — Signification morphologique du crâne, théorie vertébrale.	203
II. — Squelette viscéral.	210
III. — Squelette zonal.	216
§ 1 ^{er} . — Squelette zonal des Poissons.	216
§ 2. — Squelette zonal des Tétrapodes.	220
A. Ceinture pectorale.	221
B. Ceinture pelvienne.	228
IV. — Squelette des membres.	233
§ 1 ^{er} . — Nageoires impaires.	233
§ 2. — Nageoires paires.	237
§ 3. — Membres pentadactyles.	239
§ 4. — Origine des membres.	249
 CHAPITRE III. — SYSTÈME MUSCULAIRE.	256
I. — Muscles spinaux.	256
§ 1 ^{er} . — Généralités sur le développement et la disposition des muscles spinaux.	257
§ 2. — Musculature spinale des Ichthyopsidés.	268
§ 3. — Musculature spinale des Amniotes.	274
II. — Muscles viscéraux.	281
§ 1 ^{er} . — Muscles viscéraux des Ichthyopsidés.	281
§ 2. — Muscles viscéraux des Amniotes.	283
Appendice : Muscles de l'œil.	285
Organes électriques.	285

CHAPITRE IV. — APPAREIL DE L'INNERVATION	287
SECTION I. — SYSTÈME NERVEUX.	287
Article I ^{er} . — Généralités.	288
§ 1 ^{er} . — Développement du système nerveux.	288
§ 2 ^e . — Constitution fondamentale du système nerveux.	302
Article II. — Système nerveux central.	307
1. Moelle.	307
2. Cerveau postérieur.	315
3. Cerveau moyen.	327
4. Diencephale.	330
5. Télencéphale.	339
Article III. — Système nerveux périphérique.	352
1. — Nerfs rachidiens.	352
2. — Nerfs craniens.	357
3. — Système nerveux sympathique.	365
SECTION II. — ORGANES DES SENS.	372
I. — Organe olfactif.	373
II. — Organe de la vision.	379
III. — Organe de l'ouïe.	388
CHAPITRE V. — APPAREILS DE LA NUTRITION	396
SECTION I. — LE CANAL ALIMENTAIRE ET SES ANNEXES.	397
Article I ^{er} . — Canal alimentaire proprement dit.	398
§ 1 ^{er} . — Intestin antérieur.	398
§ 2. — Intestin moyen.	401
§ 3. — Intestin postérieur.	402
Article II. — Annexes du canal alimentaire.	403
§ 1 ^{er} . — Dents.	403
§ 2. — Langue.	409
§ 3. — Glandes annexes du canal alimentaire.	411
SECTION II. — APPAREIL RESPIRATOIRE.	415
Article I ^{er} . — Branchies.	415
A. Branchies des Poissons.	416
B. Branchies des Amphibiens.	423
Article II. — Appareil pulmonaire.	423
1. — Voies aériennes.	424
2. — Poumons.	426
3. — Phylogénèse des Poumons.	432
SECTION III. — GLANDES A SÉCRÉTION INTERNE.	435
Article I ^{er} . — Glandes du type épithélial.	439
I. — Hypophyse.	439
II. — Organes surréniaux.	439
Article II. — Glandes de la série lymphoïde.	441
1 ^o — Glandes interstitielles.	441
2 ^o — Glandes vaso-lymphatiques.	434
3 ^o — Glandes vaso-sanguines.	444

	Pages.
CHAPITRE VI. — APPAREILS DE LA CIRCULATION.	446
SECTION I. — SYSTÈME VASCULAIRE SANGUIN.	446
Article I ^{er} . — Cœur.	452
A. Animaux pourvus de branchies.	452
B. Animaux pulmonés.	458
Article II. — Système artériel.	465
1. — Arcs aortiques et artères céphaliques.	465
2. — Artères segmentaires.	476
Article III. — Système veineux.	480
Article IV. — Origine, modes de ramification et structure des vaisseaux.	494
SECTION II. — SYSTÈME LYMPHATIQUE.	501
Article I ^{er} . — Disposition du système lymphatique dans les principaux groupes.	502
Article II. — Caractères généraux et phylogénèse du système lymphatique.	512
CHAPITRE VII. — SYSTÈME URO-GÉNITAL.	517
SECTION I. — CONSTITUTION GÉNÉRALE DE L'APPAREIL URINAIRE.	518
1. — Pronéphros.	519
2. — Mésonéphros.	522
3. — Métanéphros.	525
SECTION II. — CONSTITUTION GÉNÉRALE DE L'APPAREIL GÉNITAL.	527
Article I ^{er} . — Constitution générale des glandes génitales.	527
Article II. — Conduits génitaux.	531
Article III. — Orifices génitaux. — Cloaque.	536
SECTION III. — L'APPAREIL URO-GÉNITAL DANS LES PRINCIPAUX TYPES.	550
Remarques sur la nature morphologique et sur la phylogénèse de l'appareil uro-génital.	562
CHAPITRE VIII. — LA MÉTAMÉRIE CHEZ LES VERTÉBRÉS.	567
 TROISIÈME PARTIE. — LE PHYLUM DES VERTÉBRÉS.	 577
Tableau sommaire des formes fossiles et vivantes	
CHAPITRE I. — LIMITATION DU GROUPE DES VERTÉBRÉS. — L'AMPHIOXUS.	580
CHAPITRE II.	594
CLASSE I. — CYCLOSTOMATA OU AGNATHA.	594

TABLE DES MATIÈRES

XIII

Pages.

CLASSE II. — PISCES.	596
Sous-classe I. — Elasmobranchii.	596
Sous-classe II. — Teleostomi.	602
Sous-classe III. — Dipneusti.	610
Groupes incertæ sedis.	612
CHAPITRE III.	616
CLASSE III. — AMPHIBIA.	616
Sous-classe I. — Stegocephalia.	616
Sous-classe II. — Lissamphibia.	621
CHAPITRE IV.	626
CLASSE IV. — REPTILIA.	626
Sous-classe I. — Proreptilia.	627
Sous-classe II. — Prosauria.	627
Sous-classe III. — Theromorpha.	630
Sous-classe IV. — Plesiosauria.	632
Sous-classe V. — Ichthyosauria.	633
Sous-classe VI. — Dinosauria.	634
Sous-classe VII. — Crocodilia.	637
Sous-classe VIII. — Chelonia.	640
Sous-classe IX. — Pterosauria.	643
Sous-classe X. — Pythonomorpha.	644
Sous-classe XI. — Sauria.	646
CHAPITRE V.	650
CLASSE V. — AVES.	650
Sous-classe I. — Archæornithes.	652
Sous-classe II. — Neornithes.	654
CHAPITRE VI.	662
CLASSE VI. — MAMMALIA.	662
Sous-classe I. — Prototheria.	665
Sous-classe II. — Eutheria.	667

**QUATRIÈME PARTIE. — LES VERTÉBRÉS
ET L'ÉVOLUTION.**

699

CHAPITRE I. — ÉVOLUTION DES ORGANES ET DES SYSTÈMES.	699
I. — Évolution des organes considérés isolément.	699
II. — Évolution des organes considérés dans leurs rapports entre eux et avec l'ensemble de l'organisme.	707

	Pages.
CHAPITRE II. — LES DONNÉES POSITIVES SUR L'ÉVOLUTION DES VERTÉBRÉS	715
I. — Évolution paléontologique.	715
II. — Évolution embryologique.	735
CHAPITRE III. — LES CARACTÈRES DE L'ÉVOLUTION CHEZ LES VERTÉBRÉS. CONCLUSIONS	705
I. — Les Classifications.	750
II. — Caractères de l'évolution.	755
III. — Conclusions.	764

ÉLÉMENTS DE MORPHOLOGIE

DES VERTÉBRÉS

INTRODUCTION

§ 1^{er}. — LA MORPHOLOGIE ET SES DIFFÉRENTES SOURCES LA MORPHOLOGIE DES VERTÉBRÉS

La Morphologie ou *science des formes* comme l'indique son étymologie, de *Μορφή*, forme, est pour HAECKEL « la science complète des causes des formes externes et internes des corps naturels vivants ». Son but est la connaissance et l'explication de ces formes, ou la recherche des lois qui président à leur apparition.

Pour un ouvrage élémentaire comme celui-ci, et limité comme lui à un seul groupe d'animaux, une définition aussi compréhensive ne peut convenir, et il faut considérer simplement la Morphologie des Vertébrés comme la connaissance raisonnée et scientifique de la forme et de la structure de ces animaux.

La Morphologie emprunte ses matériaux à diverses sciences qui ont pour la plupart une existence propre parce qu'elles se sont constituées à différentes époques et qu'elles se sont ensuite développées d'une manière indépendante à cause de leur importance pratique, de leur but spécial et de leur technique particulière.

Ces diverses branches de la Morphologie sont par ordre de date : l'Anatomie, l'Anatomie comparée, l'Anatomie générale, l'Anatomie philosophique ou transcendante, l'Embryologie et l'Histologie. Il est nécessaire de dire quelques mots de leur définition et de leurs domaines respectifs, parce que leurs dénominations ont été prises souvent dans des acceptions très diverses, ce qui a conduit à des confusions regrettables. Le plus sûr moyen de bien délimiter leurs frontières est d'examiner brièvement leur développement historique et de faire remarquer la différence de leurs méthodes.

Anatomie. — La plus ancienne des sciences morphologiques, l'Anatomie, de *Ἀνατομή*, dissection, est étymologiquement l'étude de la structure des orga-

nismes faite à l'aide de la dissection. La dissection consiste dans la séparation et l'isolement des parties, obtenus au moyen d'instruments tranchants. Elle est complétée par d'autres procédés (injections, macération, coction, etc.) qui augmentent la visibilité des parties ou la facilité de leur séparation et favorisent ainsi l'analyse anatomique.

Pendant longtemps l'inspection des parties isolées ne put être faite qu'à l'œil nu ou à la loupe, mais ces moyens ne pouvaient suffire à analyser complètement la structure, car l'élément fondamental de cette dernière, la cellule, leur échappe, aussi bien que les ramifications ultimes des vaisseaux et des nerfs et maints autres fins détails. Plus tard, on se servit du microscope qui résout entièrement les problèmes de structure. Mais cet instrument ne peut-être porté directement sur une dissection, même très avancée, pour en terminer l'analyse. Les objets qui lui sont soumis doivent subir de multiples préparations préalables et leur observation réclame le plus souvent des méthodes fort compliquées (fixations, coupes, colorations). Aussi, par la force des choses, l'étude de la structure s'est divisée en deux parties : l'Anatomie macroscopique faite à l'œil nu, et l'Anatomie microscopique ou Histologie. Chacune de ces deux sciences est assez étendue et présente encore assez de problèmes particuliers à résoudre pour occuper entièrement l'activité des chercheurs, qui le plus souvent doivent se consacrer exclusivement à l'une ou à l'autre. Néanmoins les résultats de l'Histologie sont généralement réunis dans les traités d'Anatomie avec les données de l'Anatomie macroscopique. L'expression « Anatomie » s'est par suite élargie et dépasse de beaucoup sa signification première, elle devient synonyme de « science de la structure », mais il ne faut pas oublier qu'elle le doit à l'adjonction de l'Histologie.

L'Anatomie a d'abord débuté par l'étude de l'Homme, et les besoins de la médecine l'ont portée, d'assez bonne heure, à un haut degré de perfection; elle s'est étendue ensuite aux divers animaux tout en gardant pendant longtemps un caractère spécial, c'est-à-dire en restant limitée à la considération exclusive des espèces qui faisaient son objet, sans chercher à établir de comparaisons entre les observations isolées ainsi recueillies. Suivant la nature particulière de leur objet ces diverses sections de l'Anatomie ont reçu des noms spéciaux, tels que Zootomie, Anthropolomie, mais ces expressions sont peu employées.

Anatomie comparée. — L'Anatomie comparée est de date plus récente, elle a été fondée à l'aurore du XIX^e siècle par GEORGES CUVIER. Sans doute des tentatives de comparaison avaient été faites avant lui, notamment par ARISTOTE, puis au XVII^e siècle par BELON, ensuite par WILLIS et VICQ D'AZYR. Mais l'étendue des recherches de CUVIER fut telle qu'elle effaça presque tout ce qui avait été fait avant lui (GEGENBAUR), et il fut le premier à étudier, à un point de vue élevé, l'ensemble du règne animal.

Pour CUVIER, l'Anatomie comparée sert à la fois à nous faire comprendre la nature propre des organes et la théorie générale de leur fonction. En nous faisant connaître leur complication croissante ou leur dégradation, elle nous montre ce qui en eux est essentiel et constant ou accessoire et variable; elle fournit en même temps les bases les plus sûres pour la recherche des affinités et l'établissement des classifications. L'Anatomie comparée a en outre conduit CUVIER à la découverte de la *loi de corrélation* qui peut être formulée ainsi : « Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et

clos dont les parties correspondent mutuellement et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque ». Par conséquent un organe ne peut être compris que par la connaissance de l'organisme entier, mais réciproquement cet organe isolé permet de reconstruire l'ensemble. Appliquée par CUVIER aux ossements fossiles, la loi de corrélation l'a conduit aux magnifiques résultats que l'on sait et qui font de lui le créateur de la Paléontologie.

La comparaison des organes entre eux n'est pleinement justifiée que pour les animaux d'un même type (embranchement), mais, dans l'étendue de ce dernier, on peut observer la diversification des formes par modification et développement des parties distinctes, et établir des séries de conformations qui ont entre elles quelque chose de commun.

Les conceptions de CUVIER ouvrirent à l'Anatomie comparée une voie essentiellement nouvelle et la comparaison bornée aux formes d'un seul type jeta pour la première fois une vive lumière sur la parenté naturelle et sur les diversifications des organismes (GEGENBAUR).

La parenté paraît n'être que symbolique pour CUVIER, il n'en est plus de même pour GEGENBAUR, qui embrassa de bonne heure les idées transformistes et qui les fit entrer largement dans l'Anatomie comparée. Pour lui, la parenté est réelle et les séries de formes établies par l'Anatomie comparée correspondent à la série réelle du développement, non pas, il est vrai, d'une manière absolument parfaite et inaltérée, car la plupart des séries organiques sont formées d'après les animaux actuels, et « vouloir trouver dans le monde actuel les formes souches qui ont fourni le point de départ d'une quantité de formes dérivées est tout aussi inadmissible que si nous cherchions parmi les générations vivantes les ancêtres d'une famille ou d'un peuple », mais cependant elles nous font connaître cette évolution d'une manière suffisamment approchée.

La base de l'Anatomie comparée réside pour GEGENBAUR dans la comparaison approfondie et dans l'appréciation réfléchie de toutes les données morphologiques telles que le nombre, l'étendue, la structure, les rapports et la genèse des organes. La simple description des organes, même étendue à un grand nombre d'animaux, leur rapprochement entre eux et le fait de leur donner un nom correspondant à leur fonction, ne constituent point pour lui l'Anatomie comparée. La fonction, contrairement à ce que pensait CUVIER, ne doit guère être prise en considération car elle n'a qu'un rôle subordonné. En effet dans les séries de formes qu'affecte un organe et dont les termes extrêmes peuvent différer entre eux jusqu'à n'être plus reconnaissables, mais sont reliés par de nombreux degrés intermédiaires, la valeur physiologique de cet organe ne reste pas nécessairement la même et peut même changer du tout au tout.

GEGENBAUR donne à l'Anatomie comparée le rôle prépondérant en Morphologie, il lui rattache même l'Embryologie comparée, car celle-ci, dit-il, ne peut pas exister par elle-même, elle ne serait admissible qu'en ce qui concerne les enveloppes de l'œuf. Pour le corps de l'embryon ce serait toujours dans les formes complètes d'autres organismes qu'il faudrait rechercher les rapports des changements d'organisation qui se succèdent dans le cours du développement.

L'Anatomie comparée comprend à la fois l'étude anatomique et l'étude histologique des organes. Toutefois comme en dehors de cas particuliers (système nerveux, téguments, etc.), la structure histologique des organes varie beaucoup moins que leur forme, leur nombre, leur étendue et leurs rapports, l'Histologie a dans l'Anatomie comparée une part moins grande que l'Anatomie macroscopique.

Anatomie générale. — L'Anatomie générale créée par BICHAT s'occupe de la recherche des parties similaires entrant dans la composition des organes.

Tous les animaux, dit BICHAT, sont un assemblage de divers organes qui, exécutant chacun une fonction, concourent chacun à leur manière à la conservation du tout. Ce sont autant de machines particulières dans la machine générale qui constitue l'individu. Or ces machines particulières sont elles-mêmes formées par plusieurs tissus de nature très différente, et qui forment véritablement les éléments de ces organes. La Chimie a ses corps simples, de même l'Anatomie a ses tissus simples ou systèmes organiques qui par leurs combinaisons forment les organes.

BICHAT divise les systèmes organiques en deux grandes classes. Les uns, généralement distribués et partout présents, concourent non seulement à la formation de tous les appareils, mais encore à celle des autres systèmes et offrent à toute partie organisée une base commune et uniforme. Ce sont les systèmes : cellulaire, artériel, veineux, exhalant, absorbant et nerveux. Les autres au contraire, placés dans certains appareils déterminés, étrangers au reste de l'économie, ont une existence moins générale et même souvent presque isolée. Ce sont les systèmes : osseux, médullaire, cartilagineux, fibreux, fibrocartilagineux, musculaire de la vie animale, musculaire de la vie organique, muqueux, séreux, synovial, glanduleux, dermoïde, épidermoïde, pileux.

En tant que recherche des parties similaires, l'Anatomie générale a été entièrement remplacée par l'Histologie qui a montré, bien mieux qu'elle n'avait pu le faire, la véritable nature des éléments fondamentaux de l'organisme. Les diverses variétés des tissus épithéliaux, conjonctifs, musculaires et nerveux, établies par l'Histologie doivent être substituées totalement aux systèmes de BICHAT. Mais ce dernier dans son Anatomie générale ne se bornait pas à distinguer les parties similaires dans les ensembles les plus hétérogènes, et à reconnaître les systèmes ; pour certains d'entre eux, tout au moins, il s'efforçait d'établir la loi de leur distribution et de leur forme comme le montrent sa description si brillante des systèmes artériel et veineux, et l'opposition, exagérée d'ailleurs, qu'il admettait entre le système nerveux de la vie de relation et celui de la vie organique, en se basant sur la symétrie du premier et la dissymétrie du second. Par ce côté l'Anatomie générale dépasse l'Histologie et se rapproche de l'Anatomie comparée ou de la Morphologie.

Le mot Anatomie générale n'est plus guère employé dans le sens que lui avait donné BICHAT. Le sens littéral a prévalu et pour beaucoup d'auteurs l'Anatomie générale est simplement la réunion des notions générales que l'on peut tirer de l'Anatomie, c'est-à-dire ce que nous envisagerons ici sous le nom de Morphologie.

Anatomie philosophique. — Sous le nom d'*Anatomie philosophique*, de *Philosophie anatomique* ou d'*Anatomie transcendante* doivent être réunies les tentatives de généralisation faites à peu près simultanément en Allemagne par OKEN, en France par ET. GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, puis plus tard par SERRES. Tous ces auteurs cherchaient à établir l'unité de composition du règne animal. L'imperfection des connaissances d'alors rendait ces tentatives absolument vaines ; elles furent en outre souvent compromises par les exagérations et par le lyrisme de leurs auteurs. Des progrès indéniables en sortirent cependant, et l'on peut citer à ce sujet les premiers essais de la théorie vertébrale du crâne, formulés par le grand GÆTHER et par OKEN, et la loi des connexions d'ETIENNE GEOFFROY-SAINT-

HILAIRE. Ce dernier montra qu'un même organe possède dans la série animale des fonctions très diverses, et peut à cause de cela être différemment construit, sans que son identité anatomique en soit compromise. Le moyen de déterminer la vraie nature d'un organe est donné par ses connexions qui restent toujours les mêmes, quelques modifications qu'il puisse présenter. La loi des connexions est une des lois fondamentales de l'Anatomie comparée, avec laquelle se confond l'Anatomie philosophique dans ce qu'elle a de précis et de scientifique, et ces deux sciences ne se distinguent point l'une de l'autre.

Les deux autres parties de la Morphologie, l'Embryologie et l'Histologie sont de date plus récente. Toutes deux sont filles de l'observation microscopique et se sont développées simultanément, enchaînées qu'elles sont par l'identité de leurs méthodes de recherches et de leurs moyens d'observation. Chacune a pu prendre à un moment donné l'avance sur l'autre, mais toutes deux ont progressé dans la même mesure et ont fourni les bases les plus certaines de la Morphologie en faisant connaître la nature intime des éléments constitutants et leur genèse.

Embryologie. — L'Embryologie s'occupe de la structure de l'embryon à ses différents âges, ou, ce qui revient au même, du développement de l'individu. Son extrême importance réside dans ce que la structure des embryons est beaucoup plus simple que celle des adultes et présente une conformité assez grande même chez des êtres passablement différents. En montrant que des formes dissimilaires sont issues de modèles initiaux peu différents, l'Embryologie suggère des rapprochements que l'étude des adultes n'aurait point fait prévoir.

Elle fait aussi connaître l'origine des différents organes et leur dérivation de tel ou tel feuillet, questions de la plus haute importance pour la détermination des homologies.

Pour toutes ces raisons, l'Embryologie a pris dans les sciences morphologiques une place prépondérante. On a fait valoir aussi en sa faveur l'idée que le développement de l'individu récapitule, plus ou moins fidèlement, celui de l'espèce (loi biogénétique fondamentale de HAECKEL). Cette formule ne peut plus être acceptée sans de sérieux correctifs, mais si l'on doit renoncer à demander à l'Embryologie l'image même approchée des séries de formes ancestrales, il faut reconnaître qu'elle a apporté une contribution énorme aux connaissances morphologiques et qu'elle se maintient au premier rang parmi les sources de la Morphologie.

L'Embryologie comme l'Anatomie peut être spéciale ou comparée. On a vu plus haut que GEGENBAUR veut ramener l'Embryologie comparée à l'Anatomie comparée dont elle ne serait qu'un aspect. Cela serait exact si les embryons reproduisaient réellement la structure d'animaux inférieurs, mais il n'en est rien. Comme l'a montré OSCAR HERTWIG les parties que l'on observe chez un embryon très jeune ne répondent aucunement à des organes ayant jamais fonctionné sous cette forme chez aucun être vivant. Ce sont des organes devenus embryonnaires, ou si l'on veut des ébauches incapables de fonctionnement. L'Embryologie comparée, qui étudie ces ébauches dans les divers embryons, a donc une légitimité parfaite et un champ d'étude bien distinct de celui de l'Anatomie comparée.

Histologie. — L'Histologie, étymologiquement « science des tissus », est en réalité beaucoup plus vaste que son nom ne l'indique. Elle ne s'occupe pas seu-

lement de la connaissance des tissus, mais aussi de leur arrangement en organes qu'elle seule peut élucider, et elle se confond avec l'Anatomie microscopique dont il est impossible pratiquement de la séparer. L'Histologie en effet n'isole les tissus que par une abstraction nécessaire pour l'exposé de leur histoire, mais elle ne les trouve point isolés dans la nature et, à part quelques exceptions très peu nombreuses, pour étudier un tissu elle est obligée de le chercher dans un organe complexe où il est mélangé avec d'autres, si bien que l'Anatomie microscopique accompagne nécessairement l'Histologie dans toutes les recherches. On ne conçoit pas non plus l'Anatomie microscopique sans l'Histologie qui lui fournit la base de toutes ses interprétations. Ces deux études marchent de pair, elles ont les mêmes méthodes de recherches, les mêmes instruments de travail et portent sur le même objet, dont elles pourront, il est vrai, considérer un aspect plutôt que l'autre, l'aspect histologique ou l'aspect anatomique, c'est-à-dire la composition cellulaire seulement d'une part ou l'arrangement en organe de l'autre, mais ce sont deux faces d'une seule et même observation.

De même que l'Embryologie doit une grande partie de sa valeur à la grande ressemblance que présentent les premiers stades des embryons, l'Histologie doit la sienne à ce que chez tous les Métazoaires l'élément fondamental de toute structure est la cellule, perceptible seulement au microscope. L'Histologie est donc en réalité le fondement de toute Anatomie, non seulement parce qu'elle permet de suivre les ramifications ultimes des divers systèmes anatomiques dont notre œil perçoit seulement une partie, mais parce qu'elle ramène tous ces systèmes à un même élément essentiel, la cellule dont ils dérivent plus ou moins directement. Comme l'Anatomie, l'Histologie peut être spéciale ou comparée.

Les diverses sciences que nous venons d'énumérer contribuent toutes à fournir à la Morphologie ses matériaux essentiels. La part qui revient à chacune d'elles varie naturellement suivant les sujets traités. Certaines questions sont plus spécialement du ressort de l'une d'entre elles, avec laquelle au contraire les autres questions n'ont presque rien de commun. On a beaucoup discuté pour savoir laquelle de l'Anatomie ou de l'Embryologie comparées avait la prépondérance dans la solution des problèmes morphologiques. Pour OSCAR HERTWIG, ces discussions sont inutiles car chacune de ces sciences doit résoudre des problèmes qui lui sont particuliers et contribue ainsi à sa manière à l'accomplissement d'un tout qui sans elle resterait incomplet. D'ailleurs, ni l'Anatomie ni l'Embryologie comparées ne peuvent complètement trancher un des problèmes les plus importants de la Morphologie, celui de la filiation.

L'Anatomie comparée cherche à établir les homologues des organes et range les organes homologues en séries régulières dont les termes sont reliés par maints passages, mais il est bien évident (OSCAR HERTWIG) que ces séries ne correspondent pas aux séries génétiques formées historiquement et ne représentent que jusqu'à un certain degré l'image réelle de la série historique dans laquelle la transformation s'est accomplie. Pour OSCAR HERTWIG, comme pour A. BRAUN, J. MÜLLER, l'homologie est simplement l'expression des lois de l'organisation des êtres qui la présentent, et il est impossible de décider si une homologie doit s'expliquer par une dérivation commune ou de toute autre manière. Ce n'est pas la descendance qui décide en Morphologie, mais au contraire la Morphologie qui doit décider sur la possibilité de la descendance. Il ne faut pas dire comme STRASSBURGER « que la comparaison est déjà de la phylogénèse, car elle ne vaut qu'autant qu'on a affaire à des choses de la même ori-

gine ». Il faudrait alors savoir ce que l'on entend par « même origine ». Pour les cristaux de chlorure de sodium, on ne peut pas douter de leur même origine, mais on ne parlera cependant pas de leur descendance commune d'un précristal. De même dans le domaine de l'organisation, on pourrait se représenter un semblable mode d'origine de formes typiquement concordantes, sans lien extérieur du développement.

L'Embryologie ne fournit point non plus toujours de solution décisive pour l'objectivité des séries qu'elle permet de former. Aucun stade embryonnaire ne nous donne en réalité l'image exacte de l'aspect et des propriétés d'une forme ancestrale reculée, et la chaîne ancestrale d'une espèce se laisse aussi peu construire par l'ontogénèse que par l'Anatomie comparée (OSCAR HERTWIG).

Pour décider de l'objectivité des séries morphologiques établies à l'aide de l'Anatomie et de l'Embryologie comparées, il faut recourir à l'examen du développement réel, historique des êtres, tel qu'il nous est présenté par la Paléontologie. Sans doute, les données de cette dernière sont très incomplètes, beaucoup de pages de cette histoire sont perdues et ne se retrouveront peut-être jamais, cependant on sait déjà beaucoup et ce qui est acquis de ce côté-là est incontestablement le fondement le plus sûr des explications évolutionnistes de la Morphologie.

Ainsi est justifiée l'introduction du résumé de l'histoire paléontologique des Vertébrés que l'on trouve dans ce livre. Comme le résumé de la Systématique qui l'accompagne il est en réalité inséparable de la Morphologie. La Paléontologie et la Systématique donnent une vue d'ensemble qui précise et complète très heureusement la Morphologie. Par elles on peut voir l'étendue et la portée des transformations objectivement suivies, comme aussi la richesse ou la stérilité des formes, tantôt susceptibles de s'épanouir en nombreuses ramifications indéfiniment répétées, tantôt presque immuables et incapables de donner des rameaux.

La Systématique a de plus une importance didactique considérable; en coordonnant les formes sous des groupements simples, faciles à retenir, elle affermit dans l'esprit du débutant les notions éparses données à propos de chaque appareil, elle situe les particularités anatomiques dans des types bien nets et substitue à des idées partielles de structures isolées, l'idée concrète des êtres eux-mêmes, ce qui, au point de vue pratique, n'est pas négligeable.

Le terme Morphologie exprime donc une synthèse qui emprunte ses matériaux à de nombreuses sciences, et il convient seul pour désigner cette synthèse. Il est bien formé étymologiquement et il indique nettement son objet; il est aussi préférable aux autres expressions (Anatomie comparée, Anatomie philosophique ou transcendante) par lesquelles on le remplace quelquefois. Il est en effet plus compréhensif que ces dernières et n'exclut aucune science comme paraît le faire le mot trop étroit d'Anatomie employé pour les former. Enfin son unité rend son emploi plus facile que celui des autres termes dont la dualité est souvent incommode.

L'expression « Morphologie » doit donc être prise dans le sens que lui donne HAECKEL, et qui est suivi ici. C'est un tort considérable d'en réduire la portée, et de l'employer comme on le fait quelquefois pour désigner les formes extérieures par opposition à la structure.

La Morphologie générale de HAECKEL s'étend à tous les organismes aussi bien végétaux qu'animaux, mais elle peut être subdivisée en plusieurs Mor-

phologies spéciales, portant sur des groupes plus ou moins considérables et qui, pour avoir une valeur plus limitée, n'en sont pas moins instructives.

Parmi ces Morphologies spéciales, celle des Vertébrés a une importance et un intérêt considérables. En effet outre qu'elle s'applique à l'Homme et mérite par là une attention toute spéciale, elle porte sur les êtres les plus compliqués que l'on connaisse et qui présentent le développement le plus étendu. Le nombre des appareils qui entrent dans leur constitution, les grandes variations que chacun de ces appareils peut présenter, la délicatesse de leurs sens et la complexité de leur système nerveux central font des Vertébrés les animaux de choix pour suivre le développement dont un système organique est susceptible. Nulle part ailleurs on ne trouve une telle richesse de détails et un aussi grand écart entre les états extrêmes que peut présenter un même organe. Il suffit à cet égard de citer le cerveau d'un Cyclostome et celui d'un Homme pour faire saisir immédiatement la grandeur de l'évolution accomplie.

Aussi la plupart des problèmes morphologiques soulevés par l'explication de l'organisation trouvent-ils dans l'histoire des Vertébrés un développement et une précision qui rendent l'étude de ces animaux particulièrement utile. Comme le remarque GEGENBAUR, la recherche des homologies peut, seulement chez eux, être poursuivie très loin et d'une manière très précise. Il est à peine possible de comparer grossièrement les diverses parties du tube digestif des divers Mollusques ou des Arthropodes, tandis que les homologies des moindres particularités qu'il présente chez les Vertébrés sont solidement établies. Enfin comme les corrélations permettent d'utiliser le squelette pour la connaissance de l'organisation tout entière, les restes fossiles de ces animaux prennent une importance beaucoup plus grande que dans les autres groupes et fournissent à l'histoire de l'évolution ses données les plus nombreuses et les plus précises.

BIBLIOGRAPHIE

Dans cette bibliographie sont cités de préférence les ouvrages français ou traduits dans cette langue, récents, ou qui renferment une bibliographie.

Anatomie. — E.-A. LAUTH, *Nouveau manuel de l'Anatomiste*, 2^e édit. Paris, 1835 (pour la technique anatomique); — L. TESTUT, *Traité d'Anatomie humaine*, 5^e édit., Paris, 1905; — P. POIRIER et A. CHARPY, *Traité d'Anat. hum.*, 2^e édit., Paris, 1902; — C. GEGENBAUR, *Traité d'Anat. hum.*, trad. fr. par Julin, Paris, 1889.

Anatomie comparée. — G. CUVIER, *Leçons d'Anat. comparée*, 2^e édit., Paris, 1835-46; — Id., *Recherches sur les ossements fossiles*, 4^e édit., Paris, 1834-36; — H. MILNE-EDWARDS, *Leçons sur la Physiologie et l'Anat. comp.*, etc., 14 vol. Paris, 1857-80; — TH. HUXLEY, *Eléments d'Anat. comp. des Vertébrés*, trad. franç., par Mme Brunet, Paris, 1875; — C. GEGENBAUR, *Manuel d'Anat. comparée*, trad. franç. par C. Vogt, Paris, 1874; — Id. *Vergleichende Anat. der Wirbelthiere*, 2 vol., 1898-1901, Leipzig; — R. WIEDERSHEIM, *Vergleich. Anat. d. Wirbelthiere*, 6^e édit., Iena, 1906; — W. SCHIMKEWITSCH, *Lehrb. d. vergleich. Anat. d. Wirbelthiere*, traduit en allem. du russe, par Maier et Sukatschhoff, Stuttgart, 1910; et comme ouvrages d'un caractère plus spécial: C. Vogt et YUNG, *Traité d'Anat. comparée pratique*, t. II, Genève, 1894; — CHAUVEAU, ARLOING et LESBRE, *Anat. comp. des animaux domestiques*, 5^e édit., Paris, 1903.

Anatomie générale, philosophique, transcendante. — X. BICHAT, *Anatomie générale*, nouv. édit., Paris, 1812; — ET. GEOFFROY-SAINT-HILAIRE, *Philosophie anatomique*, 2 vol. Paris, 1818-22; — SERRÉS, *Précis d'anatomie transcendante*, Paris, 1842.

Embryologie. — A. v. KÖLLIKER, *Embryologie ou Traité complet du développement*, etc., trad. franç. par A. Schneider, Paris, 1882; — F. M. BALFOUR, *Traité d'embryologie et d'organogénie*

comparées, trad. franç. par Robin et Mocquard, 2 vol. Paris, 1883-85; — MATHIAS DUVAL, *Atlas d'Embryologie* (Poulet), Paris, 1889; — OSC. HERTWIG, *Traité d'embryologie*, etc., trad. franç. par Julin, Paris, 1891; — CH. SEDGWICK MINOT, *Human Embryology*, New-York, 1892; — A. PRENANT, *Éléments d'Embryologie*, 2 vol., Paris, 1891-96; — OSC. HERTWIG, *Handb. d. vergleich. und experiment. Entwicklungslehre*, 3 vol. avec plus. parties, Iéna, 1901-06; J. KOLLMANN, *Hand-atlas d. Entwickel. d. Menschen*, 2 vol. Iéna, 1907; — F. TOURNEUX, *Précis d'Embryologie humaine*, 2^e éd., Paris, 1909.

Histologie. — LEYDIG, *Traité d'Histologie de l'Homme et des Animaux*, trad. franç. par R. Lahillonne, Paris, 1866; — L. RANVIER, *Traité technique d'Histologie*, 2^e éd., Paris, 1889; — J. RENAULT, *Traité d'Histologie pratique*, 3 vol., Paris, 1889-99; — A. v. KÖLLIKER, *Handb. der Gewebelehre*, 6^e éd., 3 vol. achevés par von Ebner, Leipzig, 1889-1902; — L.-F. HENNEGUY, *Leçons sur la Cellule*, Paris, 1896; — K. C. SCHNEIDER, *Lehrbuch d. vergleich. Histologie d. Thiere*, Iéna, 1902; — A. PRENANT, P. BOUIN, L. MAILLARD, *Traité d'Histologie*, Paris, 1904; — F. TOURNEUX, *Précis d'Histologie*, Paris, 1903; — A. BRANCA, *Précis d'Histologie*, 2^e éd., Paris, 1910.

Morphologie. — E. HAECKEL, *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 vol. Berlin, 1866; — OSC. HERTWIG, *Ueber d. Stellung d. vergleich. Entwickl. Handb. d. vergleich. Entwickl.*, Bd III, t. 3, 1906.

§ 2. — LES UNITÉS MORPHOLOGIQUES DES DIVERS ORDRES; L'INDIVIDU ET SA FORME CHEZ LES VERTÉBRÉS

L'organisme est constitué par des unités morphologiques d'ordres divers et qui forment pour HAECKEL six catégories principales ou six types d'individus morphologiques de valeur progressivement croissante. Ce sont : 1^o les *plastides*, 2^o les *organes*, 3^o les *antimères*, 4^o les *métamères*, 5^o les *personnes*, 6^o les *colonies* ou *cormes*.

Les plastides répondent aux éléments histologiques, cellules ou cytodes.

Les organes, ou individus morphologiques du second ordre, sont formés par des groupements d'une ou de plusieurs sortes de cellules, d'une étendue limitée, mais d'une complexité très variable, allant depuis l'organe simple, tel qu'un faisceau musculaire primitif, jusqu'à l'appareil le plus compliqué.

Les antimères sont des complexes d'organes divers formés par les moitiés opposées d'un organisme à symétrie bilatérale, et placées de part et d'autre de l'axe longitudinal de ce dernier. Ce sont dans les Vertébrés, les deux moitiés du corps séparées par le plan sagittal et réunies entre elles au niveau de ce même plan. Chez les Rayonnés (dans le sens le plus large du mot) ce sont les différents rayons en lesquels l'organisme se décompose. Les antimères n'ont aucune valeur physiologique propre, c'est-à-dire ne peuvent jamais former à eux seuls un individu capable de vivre séparé du reste. Ils ont au contraire une haute valeur morphologique car leur nombre et leur arrangement déterminent la forme ou l'habitus de l'espèce.

Les métamères ou individus du quatrième ordre sont également des complexes d'organes, mais au lieu d'être opposés les uns aux autres comme les antimères, ils sont rangés en série linéaire et forment une chaîne continue.

La métamérie s'observe dans un grand nombre d'organismes qui ont par suite une forme segmentée, c'est-à-dire sont constitués de segments placés les uns derrière les autres et dont chacun reproduit essentiellement les mêmes organes présentant la même forme, la même constitution et la même situation.

Les métamères sont représentés chez les Vertébrés par ces parties du tronc dont chacune correspond chez l'embryon à une protovertèbre et chez l'animal adulte à une vertèbre avec les organes qui en dépendent (une paire de côtes,

une paire de ganglions du sympathique, une paire de nerfs et de vaisseaux intercostaux).

Contrairement aux antimères qui ne s'individualisent jamais au point de former un être viable, les métamères sont beaucoup plus indépendants les uns des autres et peuvent être capables d'une vie propre chez certains animaux inférieurs.

Les individus du cinquième ordre, personnes ou individus au sens ordinaire du mot, résultent, chez tous les Métazoaires, de la réunion d'individus des trois ou des quatre premiers ordres. Ainsi l'individu vertébré est formé de deux antimères (les moitiés droite et gauche) et de métamères (les segments vertébraux).

Chaque métamère et chaque antimère sont formés eux-mêmes d'un complexe d'organes de différents ordres, résultant chacun de l'union de nombreuses plastides. L'individu vertébré est donc un complexe d'individus morphologiques des quatre premiers ordres, arrangés avec art en un tout harmonieux qui est la forme individuelle ou l'individu du cinquième ordre appelé par HAECKEL personne ou encore prosope ou histonale.

On n'a pas, à propos des Vertébrés, à s'occuper de l'individu morphologique du sixième ordre (corme ou colonie), car ils n'atteignent jamais ce degré morphologique. On parle quelquefois, il est vrai, des Vertébrés comme de véritables colonies animales, mais cela soulève des discussions qui trouveront leur place ailleurs. (Voy. II^e partie, p. 567.)

Le corps des Vertébrés présente une forme à symétrie bilatérale qui reçoit, dans la nomenclature de HAECKEL, le nom de forme *dipleure*. Les êtres dipleures sont constitués par deux antimères, droit et gauche, réunis l'un à l'autre sur le plan sagittal et peuvent présenter deux formes secondaires. Dans la première, les deux antimères sont symétriquement égaux, on a la forme *eudipleure* qui est celle de l'immense majorité des Vertébrés; dans la seconde, les deux antimères sont seulement semblables, c'est le type *dysdipleure* qui est réalisé par exemple chez les Pleuronectes (Soles, etc.).

Par dysdipleures HAECKEL n'entend que les animaux asymétriques extérieurement et d'une manière bien marquée, comme les Pleuronectes. Des asymétries extérieures peu marquées, comme celles de la face chez les Dauphins, comme le déplacement latéral de l'anus chez le *Lepidosiren*, n'empêchent pas ces animaux d'être rangés parmi les eudipleures, pas plus que l'asymétrie de beaucoup d'organes internes qui est presque la règle chez les Vertébrés.

La forme dipleure est caractérisée par trois axes idéaux dont deux ont des pôles dissemblables (inéquipolaires) et dont le troisième a des pôles semblables chez les eudipleures ou au contraire différents dans les dysdipleures. Ces trois axes se coupent à angle droit et correspondent aux trois dimensions de l'espace; ce sont l'axe longitudinal, l'axe d'épaisseur (axe dorso-ventral ou sagittal) et l'axe de largeur (axe latéral).

Les deux pôles de l'axe longitudinal sont le pôle oral et le pôle aboral; ceux de l'axe sagittal sont le pôle dorsal et le pôle ventral, ces deux axes sont donc inéquipolaires.

Les deux pôles de l'axe de largeur sont le pôle droit et le pôle gauche. Comme ces derniers sont absolument semblables l'un à l'autre chez les eudipleures, l'axe latéral est chez ceux-ci équipolaire, il ne l'est plus chez les dysdipleures.

Par ces trois axes groupés deux à deux, on peut mener trois plans perpendiculaires. Le premier, passant par les axes longitudinal et sagittal, est le plan

sagittal; il divise le corps en deux moitiés, droite et gauche, symétriques. Le second, déterminé par l'axe longitudinal et l'axe latéral, est le plan latéral qui divise l'animal en une moitié dorsale et une moitié ventrale. Le troisième mené par l'axe sagittal et par l'axe latéral est le plan transversal ou équatorial; il divise le corps en une moitié orale et une moitié aborale.

Dans un Vertébré qui se meut d'une manière normale, deux de ces axes coïncident avec les deux principales directions de l'espace. L'axe sagittal ou dorso-ventral avec la verticale, l'axe latéral avec l'horizontale; par suite on donne souvent au plan latéral le nom de plan horizontal. Chez l'Homme toutefois, à cause de sa station verticale, la direction des axes est changée et le plan latéral ne coïncide plus du tout avec le plan horizontal du lieu, mais lui est perpendiculaire. Comme il est en même temps parallèle à celui dans lequel est contenu le front, on l'appelle alors le plan *frontal*.

La connaissance de ces axes apporte beaucoup de facilité dans les descriptions en permettant d'éviter les expressions avant, arrière, dessus, dessous, interne, externe qui prêtent à la confusion. Pour décrire les Vertébrés on emploie les termes *cranial* ou *rostral* pour désigner ce qui est placé auprès du pôle oral ou dans sa direction, et le terme *caudal* pour le pôle aboral ou ce qui le concerne. L'adjectif *médial* indique quelque chose qui est plus voisin du plan sagittal que du pôle latéral; si au contraire un objet est plus rapproché de ce dernier on dira qu'il est *latéral*. Les termes dorsal et ventral s'expliquent d'eux-mêmes. Dans un organe, un appendice ou un membre considérés isolément, on appellera *proximale* sa partie la plus voisine du plan sagittal de l'organisme, ou du point par lequel il se rattache au reste du corps, et *distale* la partie opposée.

La forme eudipleure est, comme l'a fait remarquer HAECKEL, la plus parfaite des formes organiques, car elle donne aux êtres qui la possèdent un certain nombre d'avantages qui manquent aux autres formes et qui se rapportent essentiellement à la locomotion. Aussi la plupart des organismes élevés qui se meuvent librement dans toutes les directions et en particulier tous les êtres qui vivent sur la terre ferme sont du type eudipleure. De même toutes les machines plus ou moins parfaites que l'Homme a inventées pour la locomotion (chars, locomotives, bateaux, dirigeables, aéroplanes, etc.) sont construites d'après ce même principe.

Ces avantages sont en partie perdus dans la forme dysdipleure, mais celle-ci est une déformation secondaire, une dérivation du type eudipleure.

Voy. HAECKEL, *Générale Morphologie*, Bd I, et *Prinzipien d. gen. Morphol.*, Berlin 1903.

§ 3. — ANALOGIE ET HOMOLOGIE.

La comparaison la plus superficielle montre bien vite que les différents êtres ont des points de contact extrêmement multipliés. Le nombre de leurs organes n'est pas illimité et les différences que présentent ces organes ne sont pas non plus irréductibles. La plupart des animaux ont une bouche, un tube digestif, des membres adaptés aux fonctions les plus diverses (marche, vol, natation, etc.). Mais si on examine de plus près on voit que les organes de même nom, considérés dans l'ensemble du règne animal, ne sont point réellement comparables. Les ailes d'un Oiseau n'ont absolument rien de commun — si ce n'est

la fonction — avec celles des Insectes. Elles en diffèrent à la fois par leur constitution histologique, par leur forme, par leur structure, et par leurs rapports avec le reste du corps. En effet leurs organes de soutien sont formés par des os et non par une cuticule chitineuse dérivée de l'ectoderme, la disposition de ces os et des muscles qui s'y rattachent n'a aucun rapport avec celle des parties solides et des parties motrices des ailes des Insectes. Enfin celles-ci sont des appendices appartenant à un seul métamère, tandis que les ailes des Oiseaux, comme du reste les membres de tous les Vertébrés, sont d'origine polymétamérique.

Les organes de même nom appartenant à deux types différents ne sont donc point morphologiquement comparables et ne sont rapprochés que par leur fonction, ce sont des organes *analogues*. D'autres organes sont au contraire véritablement comparables entre eux, bien que leur forme et leur fonction diffèrent, ainsi l'aile des Oiseaux, le membre antérieur des quadrupèdes terrestres et la nageoire pectorale des Cétacés, ont essentiellement la même constitution fondamentale, ce sont des organes *homologues*.

La différence entre ces deux catégories d'organes est théoriquement très facile à établir.

Il est clair, en effet, que tout organe transmis à une série d'animaux par un ancêtre commun est homologue chez tous ces êtres, quelles que soient les transformations qu'il ait pu subir sur sa route.

Les ressemblances analogiques sont au contraire celles qui résultent de l'adaptation à une même fonction d'organes très divers, sans liens génétiques entre eux. Ce sont des *convergences de forme* nécessitées par la nature même des fonctions et qui forcent des organes, très divers par leur composition et par leur origine, à prendre une apparence plus ou moins semblable.

On distingue donc : 1^o l'*homologie vraie, monophylétique*, encore appelée *homogénie* (RAY LANKESTER) ou *symorphisme* (W. K. PARKER) et 2^o l'*analogie* ou *convergence hétérophylétique* (*homoplasie* de RAY LANKESTER ou *isomorphie* de plusieurs auteurs).

GEGENBAUR distingue dans l'homologie plusieurs degrés : il y a d'abord l'*homologie générale* qui se rapporte à des catégories d'organes comme les antennes, les membres, les membres, puis l'*homologie spéciale* qui s'occupe d'un organe considéré en lui-même et non plus comme faisant partie d'une catégorie.

L'homologie générale se divise elle-même en plusieurs cas :

1^o L'*homotypie* ou homologie des organes qui se font pendant l'un à l'autre, comme l'homologie des antennes, celle de l'œil droit et de l'œil gauche, etc. ;

2^o L'*homodynamie* qui désigne les pièces de même valeur morphologique se répétant le long de l'axe longitudinal, comme les métamères, les membres ;

3^o L'*homonomie* qui indique les rapports réciproques des parties situées sur un axe transversal du corps ou seulement sur une partie de l'axe longitudinal (Ex. les rayons des nageoires paires et les doigts des Vertébrés terrestres).

L'homologie spéciale se divise en homologie complète et homologie incomplète.

L'homologie est *complète* lorsque l'organe examiné, bien que modifié sous beaucoup de rapports, est resté complet et n'a éprouvé aucun changement dans sa situation et ses connexions. Cette homologie se rencontre le plus souvent dans les rameaux d'un phylum et s'étend rarement jusqu'au tronc de ce

dernier. Ainsi il y a homologie complète entre les os du bras et de l'avant-bras des Vertébrés depuis les Amphibiens jusqu'aux Mammifères.

L'homologie *incomplète* s'observe : 1° lorsqu'un organe homologue à un autre renferme cependant des parties, qui manquent à ce dernier, ou inversement 2° lorsqu'il manque de certaines parties, ou encore 3° lorsqu'un organe, tout en conservant la même constitution, n'occupe pas dans la suite des métamères le même rang que celui auquel on le compare.

Dans le premier cas (*homologie augmentative*), il y a adjonction de nouvelles parties qui ne conduisent pas à une différenciation de l'organe. Ainsi l'oreillette du cœur des Mammifères n'est pas complètement homologue à celle des Vertébrés inférieurs, car elle renferme le sinus veineux, indépendant chez ces derniers et qu'elle a absorbé.

Dans le second cas il y a *homologie défective* comme cela s'observe pour les nageoires pectorales des Téléostomes, dont les pièces squelettiques sont réduites par rapport à celles des Sélaciens.

Le troisième cas (*homologie imitatrice*, FÜRBRINGER), s'observe dans des organes métamériques auxquels la transformation apporte une certaine ressemblance ou même une identité complète avec d'autres organes de même nature se trouvant en avant ou en arrière du métamère considéré. Ainsi des vertèbres de rang différent peuvent se transformer en lombaires ou en sacrées ; des muscles ou des nerfs de même nom appartiennent à des métamères ne portant pas le même numéro d'ordre.

On a déjà dit plus haut que le concept d'homologie est lié par beaucoup d'auteurs à l'idée de descendance. Pour HAECKEL, par exemple, sont homologues tous les caractères hérités, sont analogues tous ceux acquis par adaptations.

Mais les choses ne sont point aussi simples. Il y a des parties homologues que l'on ne peut faire dériver les unes des autres. Les antérieures par exemple n'ont aucun lien génétique entre eux, il en est de même des métamères si l'on repousse la théorie coloniale des organismes. Ensuite il est impossible de décider actuellement si les lois du développement organique ne peuvent pas conduire, sans l'intervention d'aucun lien génétique, à des ressemblances aussi parfaites que la descendance et nous renvoyons à ce sujet à l'opinion d'Osc. HERTWIG rapportée dans le paragraphe précédent.

Pour toutes ces raisons l'établissement des homologies spéciales est, dans la pratique, souvent très difficile, et cela explique les discussions qui règnent encore dans tant de parties de l'Anatomie comparée. Si les homologies générales sont en effet à l'abri de toute contestation, il n'en est pas de même pour les autres, et les dénominations différentes attribuées par les auteurs à divers os du crâne chez les Vertébrés inférieurs, ou aux pièces squelettiques des nageoires des Poissons, du pied et de la main des Vertébrés terrestres, témoignent clairement de quelles difficultés la détermination homologique des parties est entourée.

Mais si le but n'est pas encore atteint, il est cependant mieux précisé et mieux connu. « Le jeu futile de la détermination des analogies superficielles a été remplacé par la laborieuse poursuite de l'homologie, suivie dans les détours compliqués de la marche du développement ou les innombrables transformations des organes dans la série des animaux (GEGENBAUR). »

Le champ dans lequel la recherche des homologies peut être fructueuse est circonscrit par les limites de l'embranchement ou du phylum, dans lesquelles

seulement une comparaison rigoureuse peut se faire. Ce n'est pas à dire cependant que quelques organes d'une autre souche ne puissent se prolonger dans un phylum plus élevé, comme le font les organes rénaux des Vers chez les Vertébrés; mais d'une manière générale les homologues véritables sont limitées à l'embranchement lui-même et plus étroitement encore dans nombre de cas à certains rameaux de ce dernier, comme cela a été indiqué plus haut pour les membres des Vertébrés terrestres.

Voyez : C. GEGENBAUR, *Manuel d'Anat. comp. et Vergleichende Anat. d. Wirbelt.*, Bd I; — M. FÜRBRINGER, *Untersuch. zur Morphol. und System. d. Vögel. Allgemeine Theil*, Amsterdam, 1888.

§ 4. — LES ÉLÉMENTS DES DESCRIPTIONS MORPHOLOGIQUES : ORGANES, SYSTÈMES ET APPAREILS. — PLAN DE CE LIVRE.

Les unités morphologiques de HAECKEL ne forment point, même dans son œuvre, le cadre des descriptions adopté pour exposer la constitution des animaux. On ne décrit point les antimères ou les métamères, mais bien des systèmes ou des appareils. A quoi répondent ces dénominations?

Pour HAECKEL (Morphologie générale), les systèmes et les appareils font partie des individus morphologiques de la deuxième catégorie, c'est-à-dire des organes. Les organes sont assez difficiles à définir. Un organe est pour HAECKEL « une grandeur de l'espace de forme déterminée, constante et unique, formée d'un nombre déterminé de plastides et qui ne présente pas les caractères positifs des individus d'ordre supérieur (antimères, métamères, personnes) ». Les organes se présentent avec une complication graduelle qui permet de les diviser en plusieurs catégories (HAECKEL). Ce sont : 1^o les organes du premier ordre ou *cytocomies*; 2^o les organes du second ordre (organes simples ou *homoplastiques*); 3^o les organes du troisième ordre (organes *hétéroplastiques*); 4^o les organes du quatrième ordre ou *systèmes*; 5^o les organes du cinquième ordre ou *appareils*.

Les organes du premier ordre ou cytocomies (colonies cellulaires) résultent simplement de la fusion de cellules en une individualité plus complexe, par exemple la fibre musculaire striée avec son sarcolemme.

Les organes homoplastiques sont composés, comme les précédents, d'amas cellulaires constitués d'une seule sorte de plastides, mais ils diffèrent des cytocomies en ce que leur forme ne dépend pas seulement du mode d'union de ces plastides, mais qu'elle est aussi liée au plan d'organisation de l'animal (ex. les cartilages, l'épiderme avec ses poils, ongles, écailles, glandes).

Les organes hétéroplastiques sont ceux qui renferment plusieurs espèces de plastides. Ils peuvent être simples ou composés de parties diverses, mais celles-ci proviennent alors de la différenciation d'un même organe primitif plus simple. Ce sont des organes de centralisation qui unissent différents organes entre eux ou avec les organes centraux (ex. le système nerveux, le système circulatoire).

Les organes du quatrième ordre ou systèmes sont caractérisés par l'unité de forme de leurs principaux éléments constitutifs. Ils consistent en un nombre variable d'organes simples ou composés mais dans lesquels une seule espèce de plastides ou un seul tissu est toujours prépondérant, par exemple le système de revêtement caractérisé par l'ectoderme, le système squelettique

par le tissu cartilagineux ou osseux. Le système est donc essentiellement une unité morphologique.

Les organes du cinquième ordre ou appareils, au contraire, ne sont plus des unités morphologiques, mais des unités physiologiques qui résultent de la réunion d'organes très divers par leur constitution et par leur origine mais qui concourent à la même fonction, ex. l'appareil digestif comprenant à la fois la bouche, les dents, le canal intestinal et ses glandes, organes qui n'ont morphologiquement rien de commun entre eux. L'unité des appareils est souvent accusée par une séparation très nette dans l'espace. Ainsi l'appareil de la digestion est presque complètement limité par la cavité pleuro-péritonéale, l'appareil visuel par la cavité de l'œil.

Cette classification de HAECKEL paraît à première vue irréprochable et il était utile de la rappeler pour bien fixer les idées sur ce qu'il faut entendre par les mots organe, système et appareil. Mais à l'examiner de plus près on voit bien qu'elle est impuissante à donner pour chacune de ces expressions une définition nette, précise et excluant toute ambiguïté. Sans doute il est très juste d'opposer les systèmes comme unités morphologiques aux appareils unités physiologiques, mais le nom de « système » ne peut être réservé aux seuls organes du quatrième ordre comme le fait HAECKEL et les exemples qu'il donne d'organes du troisième ordre s'appliquent justement à des ensembles qu'il est bien obligé, à cause de l'usage établi, d'appeler comme tout le monde des systèmes (système vasculaire, système nerveux). Il en résulte que ces systèmes figurent à la fois dans deux de ses catégories, dans la troisième et dans la quatrième.

Mais il est difficile de ne pas aller encore plus loin, et de refuser à l'ensemble de l'épiderme (organe du deuxième ordre ou homoplastique) le nom de système épidermique que lui donnait BICHAT, et dès lors l'expression « système » perd de plus en plus de sa précision. Elle devient d'autant moins nette que certains systèmes, caractérisés cependant par la prépondérance d'un tissu, ne peuvent point être regardés comme de véritables unités morphologiques, parce qu'ils dérivent de parties d'origine très différente et rattachées entre elles par un lien surtout fonctionnel. Ainsi le système squelettique comprend, d'une part des os qui dérivent d'ossifications internes apparues dans des parties qui appartiennent naturellement à l'appareil de soutien ou squelette fondamental, et d'autre part des os de revêtement nés dans le tégument et qui pendant longtemps n'ont rien eu à faire avec le squelette proprement dit. De plus il est impossible d'opposer dans certains cas unité morphologique à unité physiologique, ou systèmes à appareils, car les deux choses concordent parfaitement; c'est-à-dire que certaines parties sont à la fois des systèmes morphologiques indéniables et en même temps des unités physiologiques bien caractérisées, comme le système nerveux et le système vasculaire.

Les catégories qui d'habitude servent de cadre aux descriptions morphologiques (systèmes et appareils) ne répondent donc point toujours à des unités comparables et les descriptions fondées sur elles s'en ressentent. Elles mettent sur le même plan des choses très hétérogènes dont quelques-unes sont des unités morphologiques indubitables, de vrais systèmes, les autres des unités physiologiques résultant de l'union de plusieurs systèmes dont la description se trouve ainsi morcelée. Des données essentielles peuvent être négligées par suite de cette manière de faire qui présente encore l'énorme inconvénient de séparer des parties étroitement liées entre elles et qui forment un tout cohérent. Décrire

la bouche et le pharynx sans le crâne parce que ce sont des parties de l'appareil digestif tandis que le crâne appartient à un autre système, c'est disloquer un ensemble où tout se tient et dont chaque partie influe sur les autres. Considérer les arcs branchiaux simplement comme organes de la respiration sans montrer leurs connexions avec la forme du corps, c'est se priver d'une foule de notions indispensables pour la compréhension de l'organisme. Il y a des inconvénients graves à étudier les systèmes ou les appareils isolés comme ils le sont après la dissection. Ils sont en effet, dans l'individu, étroitement reliés entre eux et solidaires dans leur développement. Leur séparation est un procédé d'analyse indispensable mais qui doit être complété par une synthèse rétablissant le tout dans sa véritable unité.

Cette synthèse est réalisée constamment dans l'observation embryologique. Les coupes totales d'un embryon permettent en effet d'observer d'un seul coup d'œil le contour extérieur de l'animal et une grande partie de sa structure, en montrant tous les organes dans leurs connexions naturelles et dans leur dépendance. L'embryologie fournit en même temps des données topographiques d'une grande valeur. C'est elle qui a permis aux frères HERTWIG de distinguer le coelome des autres cavités artificielles ou naturelles de l'organisme, et la notion de coelome joue un grand rôle en Morphologie. C'est le coelome qui fixe en grande partie la topographie interne et qui sert de cadre à l'anatomie viscérale. Il a en outre chez les Vertébrés des rapports très particuliers avec chacune des régions en lesquelles leur corps se laisse diviser (tête, cou, tronc, queue) et contribue à les différencier les unes des autres. Grâce à sa présence ou à son absence ces régions se caractérisent très nettement et s'élèvent presque à la valeur d'individus morphologiques particuliers. HAECKEL ne les fait pas figurer parmi ces derniers, il est vrai, mais il est bien difficile de leur refuser une individualité, comparable par exemple à celle des antimères. En tout cas, l'étude de leur formation et de leur développement est le meilleur lien synthétique à établir entre les systèmes ou les appareils; elle permet de rétablir la continuité naturelle des parties, brisée par la dissection, de mettre tout en place et de donner aux débutants une idée beaucoup plus juste de l'organisme qu'ils étudient.

Les *Éléments de Morphologie* sont divisés en quatre parties.

La première partie (*Notions générales d'Embryologie*) est divisée en deux chapitres : le premier expose la formation des feuilletts et des premières ébauches des grands systèmes organiques en partant de la gastrula. Le second (*Embryologie topographique*) renferme la description de la formation des régions du corps, tête, cou, tronc, queue, et celle des membres.

La deuxième partie (*Systèmes et appareils*) envisage les grands systèmes ou appareils, isolément comme on le fait d'habitude; il est accordé une grande place à leur développement.

La troisième partie (*Le Phylum des Vertébrés*), résume le développement paléontologique et la distribution systématique des Vertébrés.

La quatrième partie (*Les Vertébrés et l'évolution*) étudie des questions générales telles que : l'évolution des organes; l'évolution paléontologique des Vertébrés; leur évolution embryologique; les fondements de la classification; enfin la valeur et l'étendue de l'évolution dans le phylum tout entier.

Avant d'aller plus loin nous donnerons un tableau destiné à faire connaître les principaux groupes des Vertébrés, ceux dont les noms reviennent

Tableau des principales divisions des Vertébrés.

ÉLÉM. DE MORP. HOLO.

AGNATHES. I. CYCLOSTOMES.		AMNIOTES	
<ul style="list-style-type: none"> a) Myxinoïdes (Myxine, Bdellostome). b) Pétromyzontes (Lamproie). 		<ul style="list-style-type: none"> SAUROPSIDES MAMMIFÈRES 	
II. POISSONS.		<ul style="list-style-type: none"> 1° ÉLASMOMBRANCHES. <ul style="list-style-type: none"> a) Plagiostomes ou Sélaciens (Squales, Raies). b) Holocéphales (Clumère). 2° TÉLÉOSTOMES. <ul style="list-style-type: none"> a) Crossoptérygiens (Polyptère). b) Chondrostéens (Esturgeon). c) Holostéens (Amia). d) Téléostéens (Perche, Carpe). 3° DIPNEUSTES. <ul style="list-style-type: none"> (Lepidosiren, Protoptère, Ceratodus). 1° STEGOCÉPHALES (Branchiosaure, Labyrinthodonte). 2° Urodèles (Triton, Salamandre, Axolotl). 3° Anoures (Grenouille, Crapaud). 4° Apodes (Cécilie, Ichthyophilus). 	
III. AMPHIBIENS.		<ul style="list-style-type: none"> PROSAURIENS (Sphenodon), SAURIENS (Lézard, Couleuvre). CHÉLONIENS (Tortues), CROCODYLIENS (Crocodiles). DINOSAURIENS, THÉROMORPHES, ICHTHYOSAURIENS, PLÉIOSAURIENS, PTÉROSAURIENS. 	
IV. REPTILES.		<ul style="list-style-type: none"> RATITÉS, CARINATÉS. 	
V. OISEAUX.		<ul style="list-style-type: none"> 1° Ornithodelphes, Monotrèmes (Ornithorhynque). 2° Didelphes, Marsupiaux (Kangaroos, Sarigues). 3° Monodelphes ou Placentaires. 	
VI. MAMMIFÈRES.		<ul style="list-style-type: none"> Édentés, Ongulés, Cétacés, Siréniens, Rongeurs, Insectivores, Chiroptères, Carnivores, Primates. 	
GNATHOSTOMES		<ul style="list-style-type: none"> 1° ORNITHOTHÉRIENS. 2° EUTHÉRIENS. 	

à chaque instant dans les descriptions. Il n'est point complet et met sur le même rang des catégories de valeur un peu différentes, ainsi parmi les Amphibiens les Stégocéphales ne forment point un groupe équivalent à chacun des trois suivants : Urodèles, Anoures, Apodes, mais un ensemble beaucoup plus compréhensif, une sous-classe au lieu d'un ordre. De même parmi les Mammifères le groupe des Insectivores est de bien moindre valeur que celui des Ongulés. Mais ceci importe peu pour le moment, et l'on trouvera dans la troisième partie les détails nécessaires sur la composition, la valeur relative et la subordination des groupes; ce qu'il fallait connaître dès le début c'était l'existence même de ces divisions en même temps que leur place dans l'ensemble, et le tableau les indique suffisamment.

Les Vertébrés se divisent en six classes : 1^o Cyclostomes; 2^o Poissons; 3^o Amphibiens; 4^o Reptiles; 5^o Oiseaux; 6^o Mammifères.

En tenant compte de certaines particularités importantes de la structure ou du développement on peut former aussi de nouveaux groupes qui ne rentrent pas dans les cadres habituels de la Systématique, c'est-à-dire ne sont pas des sous-embranchements, mais qui ont cependant une grande utilité pour mettre en valeur certaines oppositions ou certains rapprochements entre ces les différentes classes.

Ainsi la structure du squelette buccal permet de séparer les Agnathes dépourvus de mâchoires (classe des Cyclostomes) de tous les autres Vertébrés qui, pourvus de mâchoires, sont appelés Gnathostomes.

La présence chez l'embryon d'un amnios et d'une allantoïde conduit à opposer les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères, sous le nom d'Amniotes ou d'Allantoïdiens, aux Vertébrés des trois premières classes, chez lesquels ces parties manquent et qui constituent les Anamniotes ou Anallantoïdiens.

Les traits communs offerts par les Cyclostomes, les Poissons et les Amphibiens ont porté HUXLEY à les réunir dans le groupe des Ichthyopsidés, tandis qu'il consacrait par la création du groupe des Sauropsidés les relations étroites qui unissent les Oiseaux aux Reptiles.

La nature des membres permet de diviser les Vertébrés en deux groupes, les Poissons ou Ptérygiens pourvus de vraies nageoires et parmi lesquels prennent place les deux premières classes, et les Quadrupèdes (Tétrapodes ou Chiridiens) comprenant tous les autres Vertébrés dont les membres, quelles que soient leurs transformations, appartiennent toujours au même type, le type pentadactyle. Les Quadrupèdes étaient divisés autrefois en Quadrupèdes ovipares (Amphibiens, Reptiles, Oiseaux) et en Q. vivipares (Mammifères), mais les Mammifères Monotrèmes pondent de vrais œufs, de sorte que l'opposition tirée de ce caractère de la génération ne coïncide plus avec les limites mêmes des classes, et cette division est peu employée.

Enfin lorsqu'on place l'Amphioxus dans le phylum des Vertébrés, on divise ce phylum en deux grands groupes opposés : les Acraniens (sans crâne) comprenant l'Amphioxus, et les Craniotes, pourvus d'un crâne, et qui renferment les six classes énumérées plus haut.

PREMIÈRE PARTIE

NOTIONS GÉNÉRALES D'EMBRYOLOGIE

CHAPITRE PREMIER

LES FEUILLETS GERMINATIFS ET LA PREMIÈRE ÉBAUCHE DE LA CONFIGURATION EXTERNE DU CORPS

Ce chapitre est consacré à l'origine des feuillets germinatifs, à leur premier développement et à l'ébauche de la configuration externe qui succède à ce dernier. Il s'étend par conséquent sur cette période de l'ontogenèse qui va de l'achèvement de la segmentation de l'œuf à la formation des organes primitifs (névraxe, chorde dorsale, arcs viscéraux, intestin primitif, somites), et à la constitution du corps de l'embryon sous sa forme initiale.

La description sera basée sur le développement des Sélaciens dont l'embryologie, bien connue, est très typique et présente le tableau le plus complet que l'on possède des premières phases de l'ontogenèse des Vertébrés.

Toutefois, et bien que l'Amphioxus soit rangé, dans ce livre, en dehors des Vertébrés, on rappellera brièvement son développement, parce que ce dernier, partant d'une gastrula typique donne naissance à des organes (névraxe, chorde, intestin primitif, somites) très semblables à ceux des Vertébrés et semblablement placés, c'est-à-dire présentant entre eux les mêmes rapports. L'Amphioxus permet donc de comprendre comment un organisme constitué comme celui des Vertébrés a pu prendre naissance sur une gastrula, et par suite comment un Vertébré a pu naître d'un ancêtre gastruléen.

§ 1. — Origine des feuillets et formation de l'embryon d'Amphioxus.

L'œuf de l'Amphioxus se divise par segmentation totale et forme une blastula à laquelle succède bientôt une gastrula typique née par invagination d'une moitié de la blastula dans l'autre. Cette gastrula a la forme d'une coupe, elle est constituée par deux lames cellulaires ou feuillets, l'ectoderme et l'entoderme, étroitement accolés l'un à l'autre et entre lesquels toute trace de cavité de segmentation a disparu. Ces deux feuillets se continuent l'un dans l'autre au niveau de l'orifice de la gastrula qui constitue la *bouche primitive* ou *blastopore*. La cavité centrale limitée par l'entoderme est la cavité alimentaire primitive, *archentéron* (HAECKEL) ou *cœlentéron* (O. HERTWIG).

La gastrula s'allonge, son blastopore se rétrécit et se déplace. Il occupe non pas le pôle même de l'ovoïde représenté par la gastrula, mais un point voisin du pôle, sur un côté qui devient le côté dorsal de l'embryon; l'extrémité de la gastrula où se trouve le blastopore forme l'extrémité caudale, la partie opposée l'extrémité céphalique (fig. 1).

Dès ce moment, la larve présente une symétrie bilatérale nette et on peut distinguer au blastopore un bord dorsal et un bord ventral appelés encore lèvre dorsale et lèvre ventrale du blastopore. Le mécanisme de ces transformations

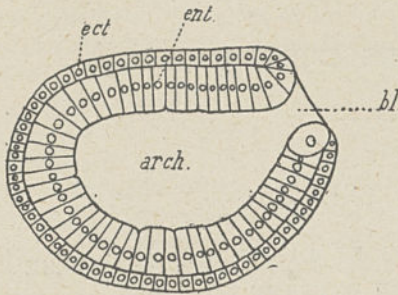


FIG. 1.

FIG. 1. — Gastrula d'*Amphioxus*, coupe sagittale, d'après HATSHECK.
arch., archentéron; — bl., blastopore; — ect., ectoderme; — ent., entoderme.

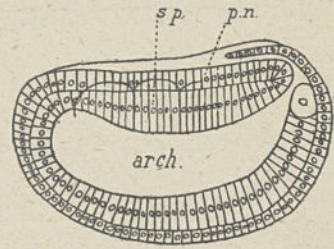


FIG. 2.

FIG. 2. — Embryon d'*Amphioxus*, coupe sagittale, d'après HATSHECK.
p.n., plaque neurale; — s.p., segment primordial.

est encore discuté; il se peut que dès le début la gastrula présente la structure bilatérale qu'elle offre plus tard et n'ait jamais de symétrie radiée. Il se peut aussi que, la gastrula étant primitivement régulière et à symétrie radiée, le blastopore se soit déplacé excentriquement (O. HERTWIG), c'est-à-dire ait commencé à se clore par son bord voisin de la future extrémité céphalique. A ce niveau les moitiés droite et gauche du blastopore se seraient rapprochées l'une de l'autre puis se seraient soudées entre elles sur la ligne médiane dorsale, d'une manière parfaite et sans laisser de traces de cette fusion. La fermeture du blastopore ne s'achève pas complètement, au moins tout d'abord, et cet orifice persiste encore longtemps à l'extrémité postérieure de l'embryon. Ce mécanisme de la fermeture excentrique du blastopore a l'avantage de rapprocher l'un de l'autre le mode de formation de l'embryon chez l'*Amphioxus* et chez les Vertébrés où il s'effectue par soudure des deux moitiés du corps sur la ligne médiane, ou comme on dit par *concréscence* (HIS, O. HERTWIG). On verra plus loin ce que c'est que la *concréscence* et dans quelles limites elle peut être admise.

Dès que le blastopore a acquis une situation nettement dorsale, une bande longitudinale d'ectoderme placée sur la face dorsale de la gastrula se différencie par l'épaississement de ses cellules (fig. 2) et forme une plaque, la *plaque neurale*, qui s'étend sur toute la ligne médiane de la gastrula jusqu'au blastopore. L'ectoderme tend à la recouvrir (fig. 3) et finit par passer au-dessus d'elle à la manière d'un pont (fig. 4), avant que la plaque se soit transformée elle-même en un tube par repliement de ses bords comme elle le fera plus tard. Le recouvrement de la plaque neurale commence au pôle postérieur de l'embryon, et part de la lèvre ventrale du blastopore, de sorte que ce dernier est lui-

même recouvert par la lame ectodermique qui s'étend peu à peu en avant (fig. 2) laissant toutefois à l'extrémité antérieure de la plaque une ouverture qui persiste encore pendant longtemps, le *neuropore antérieur* (fig. 7).

Comme la plaque neurale s'est pendant ce temps déprimée en gouttière, le canal neural délimité par l'ectoderme de recouvrement et par la gouttière neurale s'ouvre en arrière dans l'archentéron, formant avec lui une sorte de tube en U à concavité rostrale, dont la branche dorsale est très mince (canal neural) tandis que la branche ventrale, énormément dilatée par rapport à la première, constitue l'archentéron. Le canal d'union entre la cavité neurale et la cavité digestive s'appelle *canal neurentérique*. A un moment donné la gouttière

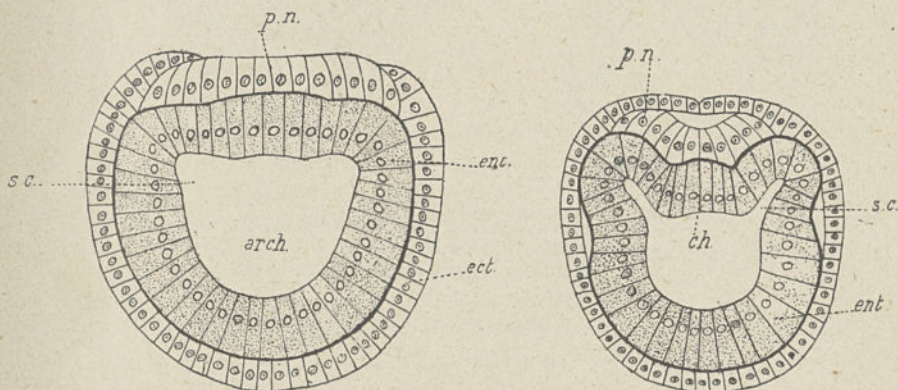


FIG. 3. — Coupe transversale d'embryon d'*Amphioxus* (HATSCHEK).

Commencement de la formation des sacs coelomiques (s. c.) et du recouvrement de la plaque neurale.

FIG. 4. — *Id.* Stade plus avancé (HATSCHEK).

Les sacs coelomiques sont bien marqués, l'ectoderme recouvre la plaque neurale déprimée en gouttière.

Lettres comme ci-dessus; — ch, chordentoblaste.

nerveuse placée en dessous de l'ectoderme et sans continuité de substance avec ce dernier se creuse davantage et ses bords se soudent sur la ligne dorsale pour former le tube neural ou névraxe, identique à celui que l'on rencontre chez les Vertébrés (fig. 8). Le mécanisme de ce développement diffère assez de celui qui préside à la formation du névraxe des Craniotes chez lesquels la plaque médullaire garde sa continuité avec l'ectoderme jusqu'au moment où elle s'est complètement fermée et transformée en tube.

Pendant que s'effectuaient ces changements, d'autres non moins importants se sont produits dans le domaine de l'archentéron. Un peu en avant du blastopore, dans l'embryon très jeune, l'entoderme a fourni de chaque côté et à quelque distance de la ligne médiane dorsale deux évaginations latérales, les cavités coelomiques primitives qui se prononcent de plus en plus et forment bientôt (fig. 5, 6) comme deux appendices latéraux de la cavité digestive. La portion de l'entoderme dorsal comprise entre ces cavités jouera un rôle particulier. Elle est uniquement destinée à fournir la chorde dorsale, on l'appelle souvent à cause de cela *entoderme chordal* ou *chordentoblaste*. Le chordentoblaste se plisse en une gouttière à cavité ventrale (gouttière chor-

dale), qui tend à se fermer pour donner un tube ou plutôt une tige pleine placée en dessous du névraxe, la chorde dorsale. En même temps les cavités coelomiques se séparent de l'entoderme et les parties latérales de ce dernier venant

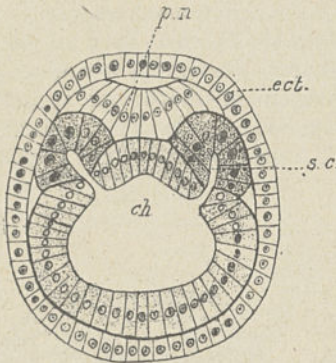


FIG. 5.

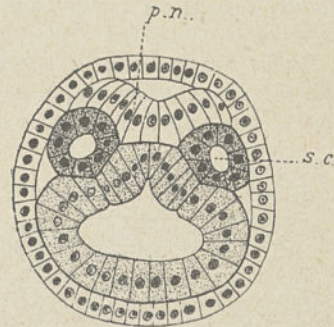


FIG. 6.

FIG. 5. — Coupe transversale d'embryon d'*Amphioxus* (HATSHECK).
Les sacs coelomiques se séparent de l'entoderme, la gouttière chordale est formée. Lettres comme dans les figures précédentes.

FIG. 6. — *Id.* (HATSHECK).
Stade plus avancé, les sacs coelomiques sont entièrement séparés de l'entoderme.

se rejoindre au-dessous de la chorde il forme un tube complet, le tube digestif proprement dit, placé en dessous de la chorde entre les cavités coelomiques.

L'archentéron a donc fourni par une sorte de ségrégation successivement la chorde, les cavités coelomiques et l'entoderme définitif. Les cavités coelomiques sont destinées à former le feuillet moyen. Elles subissent pour cela une première transformation très importante et se segmentent transversalement, c'est-à-dire que, par des arrangements convenables de leurs cellules, elles se disposent en une série de corps grossièrement cubiques placés à la file et contenant chacun une parcelle de la cavité primitive; ce sont les *segments primordiaux* ou *somites* (fig. 7). Ces segments primordiaux ne tardent pas à s'étendre du côté ventral (fig. 8) et s'interposent sur toute la hauteur du corps entre l'ectoderme d'une part, les organes internes (névraxe, chorde, tube digestif) d'autre part. Leur paroi se distingue dès lors en deux feuillets, l'un externe ou somatique qui s'accroche à l'ectoderme, c'est le feuillet cutané ou somatopleure, l'autre interne qui s'accroche aux organes profonds, c'est le feuillet viscéral ou splanchnopleure. Chez les Craniotes les anciens embryologistes désignaient sous le nom de *somatopleure* la lame formée par la réunion de l'ectoderme et du feuillet cutané et sous celui de *splanchnopleure* celle résultant de la réunion de l'entoderme et du feuillet viscéral. Mais comme, ainsi que le fait remarquer H. E. ZIEGLER, la somatopleure et la splanchnopleure ainsi comprises ne forment pas une individualité embryologique, on peut employer ces mots dans le sens nouveau qui leur est donné ici.

En même temps qu'ils se sont allongés du côté ventral, les sacs coelomiques se sont divisés par un plan horizontal en deux segments, l'un dorsal, l'autre ventral (fig. 8). Le dorsal fournira la musculature striée, le ventral fournira la cavité du corps avec ses parois. Ce dernier segment perd très vite son indi-

vidualité en se fusionnant en avant et en arrière avec ses voisins et il forme avec eux une cavité spacieuse commune dans toute la longueur du corps, le *cœlome*.

La formation des somites ou segments primordiaux continue pendant

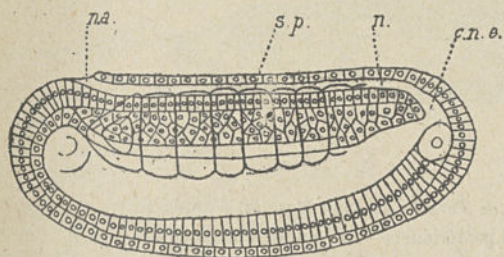


FIG. 7.

FIG. 7. — Coupe sagittale d'un embryon avancé d'*Amphioxus* (HATSCHECK).
c.n.e., canal neurontérique; — n., névraxe; — n.a., neuropore antérieur.

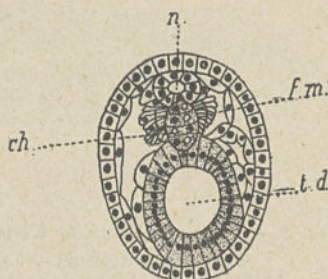


FIG. 8.

FIG. 8. — Coupe transversale d'un embryon d'*Amphioxus* (HATSCHECK).
Stade avancé. A gauche somite indivis, à droite somite divisé en sa portion dorsale et sa portion ventrale.

f.m., feuillet musculaire; — t.d., tube digestif.

longtemps encore; elle est due à un processus d'accroissement intense qui se produit dans la région postérieure du corps au voisinage du blastopore. Il existe là une zone de prolifération qui fournit incessamment de nouveaux matériaux à l'accroissement du corps. On trouve à ce niveau dans les figures 1, 2, 7, empruntées à HATSCHECK, de grosses cellules spéciales que cet auteur avait comparées aux initiales du mésoblaste de certains Invertébrés et qu'il avait considérées comme jouant un rôle important dans l'accroissement de ce feuillet; les auteurs qui ont suivi n'ont pas retrouvé ces cellules qui paraissent être un cas spécial. Les matériaux formés au niveau de la zone de prolifération s'ajoutent à ceux des organes placés en avant d'eux (ectoderme, moelle, chorde, intestin, sacs cœlomiques) et s'incorporent dans ces organes dont ils augmentent l'étendue. Une grande partie du corps se forme par cette sorte de bourgeonnement de l'extrémité caudale, puisque les treize premiers somites seulement et les régions correspondantes du corps naissent directement par la transformation sur place des feuillets gastruléens, suivant le mode qui a été indiqué ci-dessus, tandis que tous les autres (au moins cinquante) dérivent de la prolifération de la zone postérieure. On verra qu'il en est de même dans l'embryon des Craniotes où le bourgeonnement de l'extrémité postérieure joue un rôle considérable dans la formation du corps de l'animal.

§ 2. — Origine des feuillets et formation de l'embryon des Sélaciens.

A la fin de la segmentation les blastomères forment une lame discoïde placée à la surface du vitellus, le *blastoderme*. Au stade blastula (fig. 9), le blastoderme est séparé du vitellus par une lame protoplasmique semée de noyaux, le *périblaste*, dont les noyaux (*noyaux vitellins*) dérivent en partie des noyaux de seg-

mentation, en partie de noyaux des spermatozoïdes surnuméraires, non employés à la fécondation. Le périblaste est adapté à l'utilisation du vitellus en

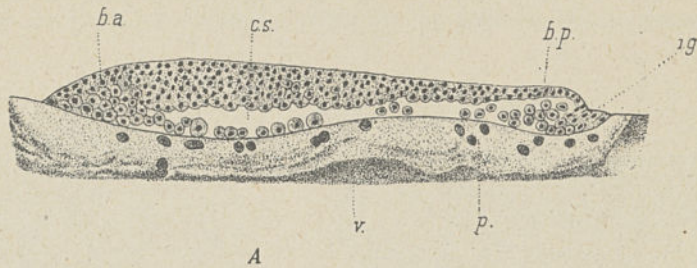


FIG. 9. — Coupe sagittale d'un blastoderme de *Torpille* au stade blastula, d'après E.-H. ZIEGLER.

b. a., bord antérieur; — b. p., bord postérieur; — c. s., cavité de segmentation; ig., invagination gastruléenne; — p., périblaste; — v., vitellus.

vue de la nutrition de l'embryon, mais il ne joue aucun rôle dans la formation du corps; il n'en sera plus question.

Le blastoderme assez épais à sa partie antérieure est plus mince en arrière et montre en ce point une légère inflexion (future invagination entodermique). Ses cellules superficielles forment une couche épithéliale qui existe seule en arrière et qui est doublée en avant par des cellules profondes disposées sur plu-

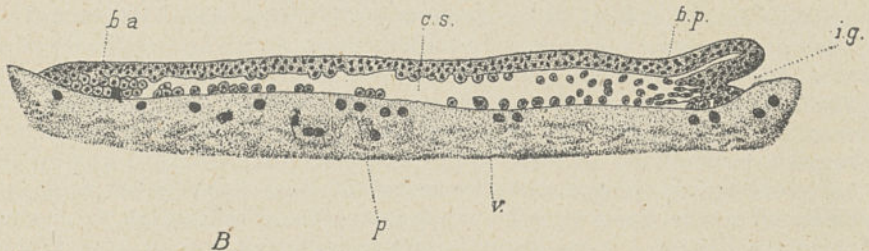


FIG. 10. — Coupe sagittale d'un blastoderme de *Torpille* au début du stade gastrula (E.-H. ZIEGLER).
Mêmes lettres que dans la figure précédente.

sieurs rangées. Quelques-unes de ces cellules profondes sont libres et disséminées à la surface du périblaste. Entre ce dernier et le blastoderme s'étend la cavité de segmentation ou *blastocœle*.

La gastrulation commence au bord postérieur du blastoderme, et la partie invaginée forme l'*entoderme primaire* qui limite une cavité, la *cavité gastrale* (fig. 10).

Au-devant de cet entoderme primaire, les cellules profondes du blastoderme restées libres jusqu'alors s'unissent entre elles et forment une couche située au-dessous de la cavité de segmentation et qui mérite pour cela le nom d'*entoderme sub-blastocœlien* (fig. 11). Cette couche qui prend naissance en même temps sur tout le pourtour du blastoderme atteint peu à peu le centre de ce dernier et forme dès lors une lame continue à la surface du périblaste. Simultanément la cavité blastocœlienne a été effacée dans presque toute son étendue et ne persiste plus qu'au voisinage de l'extrémité antérieure du blastoderme où elle se présente sous la forme d'une petite saillie vésiculeuse qui soulève

légèrement le feuillet superficiel du blastoderme (fig. 11, c. s.). L'entoderme sub-blastocœlien est surtout destiné à former l'entoderme extra-embryonnaire

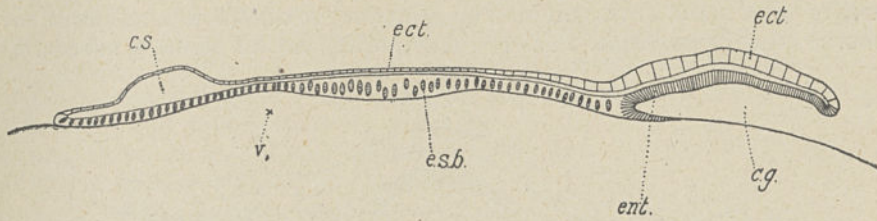


FIG. 11. — Coupe sagittale d'un blastoderme de Torpille au stade gastrula, schématisé d'après E.-H. ZIEGLER.

(Cette coupe appartient à l'embryon de la fig. 12.)

c.g., cavité gastrale axiale; — c. s., reste de la cavité de segmentation; — ect., ectoderme; ent., entoderme; — esb., entoderme sub-blastocœlien; — v., vitellus.

(épithélium du sac vitellin), il a donc peu d'importance dans l'organogenèse qui nous occupe seule.

L'invagination n'est pas seulement limitée au milieu du bord postérieur du blastoderme, mais elle s'étend sur tout ce bord où elle se poursuit, en s'atténuant toutefois progressivement en avant. Elle est beaucoup plus profonde sur la ligne médiane. Comme partout où elle se produit elle soulève le blastoderme au-dessus du vitellus, le blastoderme présente dès ce moment certaines saillies qui sont les premiers linéaments de l'être futur. Au début ces saillies offrent l'aspect représenté figure 12 et comprennent une partie médiane en forme de bouton, l'*écusson embryonnaire*, qui se continue en arrière, de chaque côté, avec deux saillies latérales, les *bourrelets marginaux* qui bordent le blastoderme en arrière et se poursuivent en avant en s'atténuant peu à peu. L'écusson embryonnaire présente à sa partie postérieure une encoche profonde qui la divise en deux moitiés.

Les limites antérieures de l'invagination coïncident sensiblement avec celles des saillies que l'on vient de décrire, et le contour de ces dernières les indique à peu près exactement. Il y a donc dans la cavité gastrulienne deux parties : l'une médiane fortement saillante en avant, placée sous l'écusson embryonnaire, c'est la *cavité gastrale axiale*; l'autre beaucoup plus réduite, en forme de croissant entourant le bord postérieur du blastoderme, c'est la *cavité gastrale périphérique*.

Le mésoderme se forme aux dépens de l'entoderme invaginé, par une prolifération active qui commence au niveau du point où la cavité gastrale axiale passe dans la périphérique et qui se continue à partir de là dans les deux sens : dans l'entoderme axial en donnant le *mésoderme axial* ou *gastral* et dans l'entoderme périphérique où elle fournit le *mésoderme périphérique* ou *péristomal*. La ligne suivant laquelle l'entoderme prolifère pour former le méso-

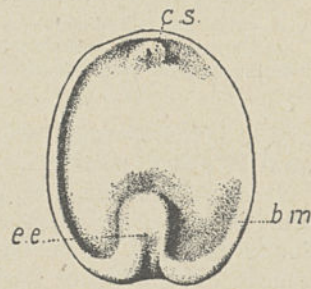


FIG. 12. — Embryon de Torpille au stade B (gastrula), d'après E. H. ZIEGLER.

b. m., bourrelet marginal; — c.s., saillie formée par le reste de la cavité de segmentation; — e.e., écusson embryonnaire.

derme se traduit à la face inférieure de l'entoderme (fig. 13 B) par un léger sillon que l'on regarde comme un reste de la cavité des sacs coelomiques de l'Amphioxus et que l'on appelle en conséquence *sillon coelomique*. Ce sillon est placé un peu en arrière de la limite antérieure de l'invagination, et dessine naturellement une courbe concave en avant. Dans la partie postérieure du germe le mésoderme

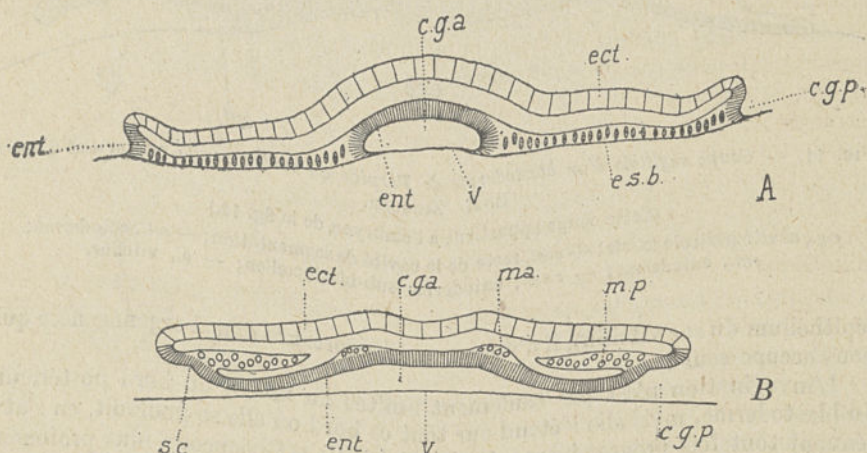


FIG. 13. — Deux coupes transversales successives de l'embryon de Torpille de la fig. 12, schématisées d'après E.-H. ZIEGLER.

A. passe par la partie antérieure de l'invagination gastrale axiale, dans laquelle le blastoderme est largement en contact avec le vitellus.

B. passe plus en arrière, là où le blastoderme se soulève au-dessus du vitellus.

c. g. a., cavité gastrale axiale; — c. g. p., cavité gastrale périphérique; — ect., ectoderme; — ent., entoderme; — e. s. b., entoderme sub-blastocœlien; — m. a., mésoderme axial; — m. p., mésoderme périphérique; — s. c., sillon coelomique; — v., vitellus.

axial et le mésoderme péristomal se continuent l'un dans l'autre, mais en avant ils restent distincts.

Le mésoderme axial ou gastral est compris dans le corps de l'embryon, il forme les *bandelettes mésodermiques* d'où dérivent plus tard les somites et les plaques latérales. Le mésoderme péristomal siège au bord du blastoderme; il donnera naissance plus tard au mésoderme du sac vitellin, et, pour certains auteurs, aux îlots de sang et par suite aux vaisseaux.

Dès ce stade les feuilletts germinatifs sont formés et on peut les comparer à ceux de l'Amphioxus. La blastula et la gastrula sont naturellement très modifiées à cause de l'abondance du vitellus nutritif. L'entoderme est engendré par invagination; à ce stade il forme seulement le toit de la cavité gastruléenne dont le plancher est représenté simplement (fig. 11) par le vitellus nutritif. Cette cavité a la forme d'un croissant dont la concavité offre sur sa partie moyenne un fort prolongement dirigé en avant, la cavité gastrale axiale. A cause de l'absence d'entoderme sur le plancher de la cavité gastruléenne le blastopore est incomplet et ne présente qu'une lèvre dorsale formée par l'entoderme invaginé, sa lèvre ventrale se constituera au moment de sa fermeture. Le mésoderme prend naissance au pourtour du blastopore comme chez l'Amphioxus, et bien qu'il constitue tout d'abord une masse solide, on peut voir néanmoins

dans le sillon coelomique une trace de la formation des sacs si nets chez l'*Amphioxus*.

Le corps de l'embryon est représenté tout d'abord par l'écusson embryonnaire et par la partie des bourrelets marginaux qui lui fait suite. Il est formé par le feuillet superficiel de la blastula devenu l'ectoderme recouvrant les bandelettes mésodermiques et l'entoderme. Sur toute la face dorsale de l'écusson, l'ectoderme s'est épaissi et forme la plaque neurale, rudiment du système nerveux central qui se continue sur les côtés avec l'ectoderme de revêtement resté mince. Bientôt l'écusson s'allonge; son extrémité antérieure qui faisait d'abord simplement saillie à la surface du blastoderme s'accroît fortement et se prolonge en avant du point par lequel elle se continue dans le blastoderme, en formant au-dessus de ce dernier une extrémité mousse élargie, saillante, premier rudiment de l'extrémité céphalique.

Sur le milieu de la plaque neurale s'est formé un sillon bien marqué, le sillon médullaire qui se continue en arrière dans l'encoche dont on a déjà parlé, et par son intermédiaire passe dans la cavité gastrale axiale. L'encoche représente donc une *gouttière neurentérique* qui se transforme plus tard en canal neurentérique.

De chaque côté de l'encoche les bourrelets marginaux s'allongent en arrière sous la forme de saillies triangulaires à sommet postérieur, les *lobes caudaux*. Ceux-ci sont d'abord aplatis. Leur face supérieure ou dorsale est formée par l'ectoderme, leur face ventrale par l'entoderme. Ce dernier est séparé du vitellus par un espace libre qui est une portion de la cavité gastruléenne puisque les lobes eux-mêmes ne sont autre chose qu'un prolongement local des bourrelets marginaux constituant le toit de cette cavité.

A un stade ultérieur (fig. 15) les bords latéraux de la plaque neurale se sont fortement relevés limitant entre eux une gouttière neurale ou médullaire profonde. L'embryon s'est soulevé assez fortement au-dessus du blastoderme. A son extrémité antérieure la gouttière médullaire s'est courbée du côté ventral par suite de son accroissement plus rapide que celui de l'embryon lui-même; en arrière les lobes caudaux participant au soulèvement général de l'embryon ont un peu modifié leur forme. Leur face supérieure ou ectodermique n'est plus plane mais a la forme d'une crête à deux versants, l'un médial qui appartient à la plaque neurale, l'autre latéral formé par l'ectoderme du corps (fig. 15).

La gouttière médullaire commence à se fermer par soudure de ses bords sur la ligne médiane du dos. Cette soudure commence un peu en arrière de l'extrémité antérieure pour se prolonger dans les deux sens en avant et en arrière. Elle va plus vite en avant et arrive bientôt jusqu'àuprès de l'extrémité ventrale de la plaque neurale, mais alors elle s'arrête pendant un certain temps, laissant persister à cette place un petit orifice, le *neuropore antérieur*.

Peu à peu l'embryon se rapproche de sa forme définitive. La tête est nette,

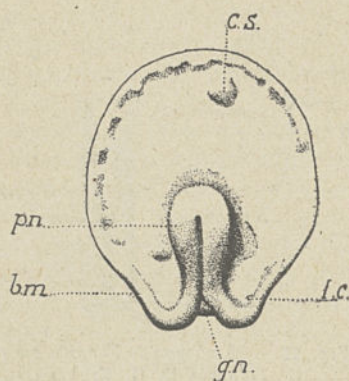


FIG. 14. — Embryon de Torpille au stade C (E. H. ZIEGLER).

b.m., bourrelet marginal; — c. s., saillie formée par le reste de la cavité de segmentation; — g. n., gouttière neurentérique; — l.c., lobe caudal; — p. n., plaque neurale.

les saillies des vésicules optiques se voient latéralement; sur les flancs les somites se laissent deviner par les légères saillies qu'ils forment à la surface du corps, le canal neural est fermé dans une grande partie de son étendue, et la fermeture est près de se faire dans le

reste comme l'indique le rapprochement des bords de la gouttière médullaire. A ce moment les lobes caudaux sont déjà soudés par leur partie moyenne (chordale), sur la plus grande partie de leur longueur, mais leur bord dorsal et leur bord ventral ne sont point encore réunis entre eux.

Plus tard cette soudure se fait. Elle se prolonge jusqu'en dessous de la gouttière neurentérique qu'elle transforme bientôt en un canal car elle se poursuit sur l'extrémité caudale des lobes et aussi sur leur face ventrale. Les bords latéraux des lobes se rapprochent de la ligne médiane ventrale sur laquelle ils viennent se confondre, ou en d'autres termes les lobes caudaux se reploient en dessous et se soudent l'un à l'autre en donnant naissance à un tube entodermique

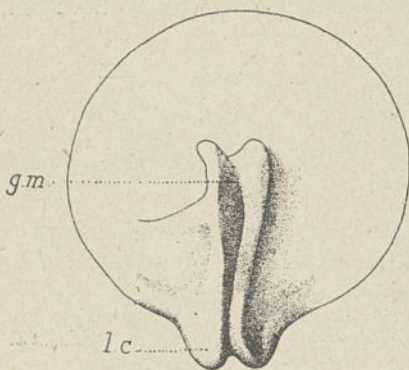


FIG. 15. — Embryon de Torpille au stade D, d'après E. H. ZIEGLER.
g.m., gouttière médullaire; — l.c., lobe caudal.

enfermé dans l'embryon. La suture ventrale qui les unit se poursuit dans toute leur longueur d'arrière en avant et finit par arriver jusque sur le vitellus en arrière de l'embryon, et la fusion des deux lobes ventraux se continue à la surface du vitellus. Cette suture ventrale clôt le blastopore resté ouvert jusque-là, et après avoir achevé cette fermeture, la substance ventrale des lobes caudaux se prolonge sur le vitellus en lui formant un revêtement ecto-entodermique dans la partie où ce dernier manquait encore, c'est-à-dire en arrière du blastopore. Cette portion des lames ventrales des lobes caudaux se confond latéralement avec le revêtement du vitellus (sac vitellin) formé par le blastoderme qui n'a pas été utilisé à la formation de l'embryon. Son origine

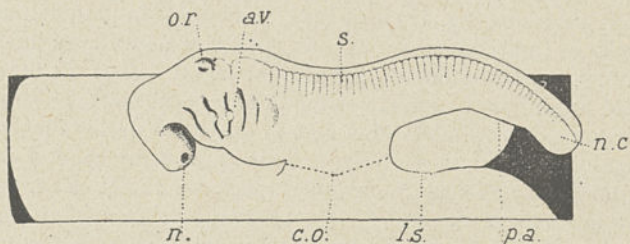


FIG. 16. — Embryon de Torpille au stade I-K, d'après E. H. ZIEGLER.
a.v., arcs viscéraux; — c.o., cordon ombilical; — l.s., ligne de suture des moitiés postérieures du blastoderme; — n., fossette nasale; — n.c., nœud caudal; — o.r., oreille interne; — p.a., place du futur anus; — s., somite.

aux dépens du processus qui vient d'être indiqué se reconnaît aisément à la présence d'un raphé médian marqué sur le sac vitellin en arrière de l'embryon (fig. 16).

Le corps de l'embryon est dès maintenant bien délimité; il comprend une extrémité céphalique et une extrémité caudale libres, et une partie moyenne qui ventralement se continue sur tout son pourtour avec le revêtement cellulaire du vitellus. Ce revêtement d'abord limité à une partie restreinte du vitellus recouvre plus tard entièrement ce dernier et l'enferme dans un sac appendu à la face ventrale de l'embryon par un pédicule d'abord large et court, et qui devient long et étroit par la suite, c'est le pédicule du sac vitellin ou le *cordon ombilical*.

On a vu que le mésoderme prend naissance au point de passage de l'entoderme axial dans l'entoderme périphérique, ou, ce qui revient au même, sur les côtés de la gouttière neurentérique. Cette région est en voie de prolifération active pendant tout le développement qui vient d'être décrit. Lorsque les lobes caudaux sont soudés et que le canal neurentérique est formé cette prolifération continue assez longtemps encore, car la totalité des somites mésodermiques n'est pas encore formée, mais, par suite de la soudure de ces lobes, la région proliférante prend une forme particulière. Elle constitue autour du canal neurentérique un anneau dirigé obliquement d'avant en arrière et de haut en bas, au niveau duquel les feuillets germinatifs sont confondus. En effet sur l'extrémité antérieure et dorsale de l'anneau l'ectoderme de la plaque neurale passe dans l'entoderme qui n'est pas encore différencié en chorde et en revêtement intestinal comme il l'est un peu plus en avant, mais forme une masse commune renfermant ces deux parties. Sur les côtés du canal neurentérique et en dessous de lui, l'entoderme est continu avec le mésoderme qu'il engendre par prolifération à ce niveau. Les deux bandelettes mésodermiques qui étaient primitivement distinctes dans chacun des lobes caudaux se sont fusionnées en même temps que les lobes eux-mêmes et forment au-dessous du canal neurenté-

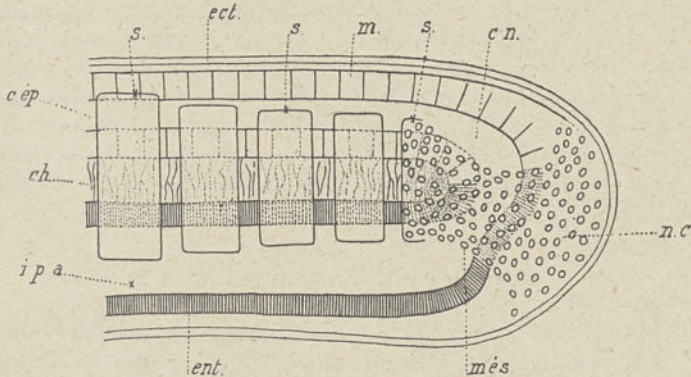


FIG. 17. — Extrémité caudale d'un embryon de Sélacien pour montrer la prolifération du nœud caudal (schématique).

c.ép., canal épandymaire; — ch., chorde; — c.n., canal neurentérique; — ect., ectoderme; — ent., entoderme; — i. p. a., intestin post-anal; — m., moelle; — més., mésoderme; — n. c., nœud caudal; — s., somites.

rique une masse épaisse continue avec l'entoderme. Cette masse s'accroît incessamment sans toutefois changer de volume parce que sa partie antérieure se transforme en les bandelettes mésodermiques et ces dernières elles-mêmes en les organes situés en avant d'elles. Cette masse a reçu les noms de *nœud cau-*

dal, de *nœud primitif* ou encore de *téloblaste*; on peut la comparer à la ligne primitive des Amniotes parce qu'elle est comme cette dernière un lieu de prolifération intense qui joue un rôle considérable dans la formation du corps. Les feuillets confondus à ce niveau fournissent incessamment des matériaux qui s'ajoutent aux organes placés au-devant d'eux (tube médullaire, chorde, intestin, bandelettes mésodermiques) et augmentent leur longueur en se transformant en ces organes eux-mêmes.

Divers auteurs (HIS, SEDGWICK MINOT, O. HERTWIG) ont pensé que le corps de l'embryon était formé par la réunion sur la ligne médiane de deux moitiés latérales, et en particulier pour les Sélaciens par la fusion des bourrelets marginaux qui viendraient graduellement se réunir en arrière de l'extrémité antérieure de l'écusson embryonnaire. C'est ce que l'on a appelé la *concréscence*. Des recherches expérimentales (KOPSCHE) ont montré que si l'on détruit une partie des bourrelets marginaux située au voisinage de l'écusson et qui, dans l'hypothèse de la *concréscence*, devrait entrer dans la constitution de l'embryon, celui-ci ne s'en forme pas moins d'une manière régulière. Il est donc certain que la *concréscence* ne comporte pas une participation des bourrelets marginaux à la formation du corps, et qu'elle est vraie seulement pour les lobes caudaux (E.-H. ZIEGLER). D'autre part, le rôle de ces derniers est excessivement considérable et l'on peut dire qu'ils forment la plus grande partie du corps. En effet, sans pouvoir limiter exactement ce qui représente chez l'adulte l'étendue de l'embryon née directement du blastoderme, au niveau de l'écusson, il est certain que cette partie ne représente guère que l'extrémité antérieure (tête) et peut-être une faible étendue du tronc, comme le montre déjà la situation très antérieure du pédicule vitellin. Il est évident que tout ce qui est situé en arrière de ce dernier dérive des lobes caudaux, et c'est la plus grande partie du corps. Mais on peut encore avoir là-dessus des données plus précises; en effet, la fig. 23, empruntée à FRONIER, montre que chez des embryons très jeunes, possédant seulement dix-sept somites, les lobes caudaux sont déjà bien formés et fournissent dès ce moment le matériel mésodermique qui forme ces derniers. Or, comme beaucoup des somites qui existent à ce moment vont s'atrophier et disparaître tandis que le nombre définitif des segments est très élevé et dépasse plus de cent, on peut en conclure que le bourgeonnement des lobes caudaux fournit à lui seul la presque totalité des segments primordiaux qui entrent dans la constitution du corps.

§ 3. — Premières différenciations des feuillets.

Après avoir étudié la forme extérieure du corps en voie d'évolution et les rapports de ses parties entre elles ou avec les feuillets il faut examiner l'évolution de ces derniers et la structure de l'embryon. Chaque feuillet donne naissance à un certain nombre d'organes primordiaux qui seront étudiés suivant leur origine.

DÉRIVÉS DE L'ECTODERME. — L'ectoderme de l'embryon se divise en deux territoires principaux, l'ectoderme tégumentaire et la plaque neurale. Le premier formé par une simple couche de cellules cubiques constitue le revêtement du corps. Il se continue d'une part dans la plaque neurale, de l'autre dans l'ectoderme du pédicule et du sac vitellins. Lorsque la gouttière médullaire se ferme il est entraîné sur la face dorsale qu'il recouvre complètement.

La plaque neurale est épaisse, formée de cellules cylindriques hautes qui tendent à se stratifier. Son extrémité antérieure ou céphalique s'élargit fortement, avant même sa fermeture. On peut ainsi distinguer une partie antérieure ou cérébrale large et une partie postérieure ou médullaire étroite. Dès ce moment on aperçoit sur le pourtour de la plaque neurale des échancrures équidistantes, limitant des segments considérés comme des neuromères.

La soudure des replis médullaires débute à peu près à la limite entre le cerveau et la moelle, puis elle progresse vers la tête d'arrière en avant. Avant de s'achever elle laisse pendant quelque temps à l'extrémité antérieure du névraxe un orifice étroit, le neuropore antérieur. Ce dernier se ferme bientôt, mais au point où il existait le névraxe ne perd pas sa continuité avec l'ectoderme et lui reste uni d'une manière définitive pour KUPFFER. En effet pour celui-ci la plaque ectodermique qui demeure en relation avec le névraxe constitue la *plaque olfactive*. Celle-ci donnerait plus tard l'épithélium olfactif. Mais cette manière de voir n'est pas admise (voy. plus loin, p. 62).

Pendant ce temps, l'extrémité antérieure du névraxe s'est fortement développée et présente trois renflements consécutifs : les cerveaux antérieur, moyen et postérieur dont la disposition sera étudiée ailleurs. Le cerveau antérieur fait fortement saillie du côté ventral et contribue ainsi à délimiter une fossette assez profonde que l'on trouve maintenant à la face ventrale de l'embryon au niveau de l'extrémité antérieure du canal digestif. Cette fossette passera plus tard dans la constitution de la bouche, c'est le stomodæum.

Le cerveau antérieur fournit de bonne heure deux renflements latéraux, ébauches des vésicules optiques.

Un autre organe des sens apparaît aussi à ce moment, c'est la vésicule auditive, ébauche de l'oreille interne qui se forme comme une invagination ectodermique de chaque côté du cerveau postérieur.

Au bord de la plaque neurale, c'est-à-dire à la limite entre elle et l'ectoderme naît une lame cellulaire continue, la *crête neurale* ou ganglionnaire qui donne naissance aux ganglions spinaux. La crête neurale s'étend sur toute la longueur du canal médullaire et sur une partie des vésicules cérébrales et arrive en avant jusqu'à l'extrémité du cerveau moyen. Pour de plus amples détails sur le développement du névraxe, voyez II^e partie, page 288.

DÉRIVÉS DE L'ENTODERME. — La partie de l'entoderme qui appartient au corps de l'embryon dérive du revêtement de la cavité gastrale axiale. Celui-ci (entoderme primaire), après avoir fourni le mésoderme, donne naissance à la chorde dorsale, puis, lorsque cette dernière s'est séparée de lui, il constitue

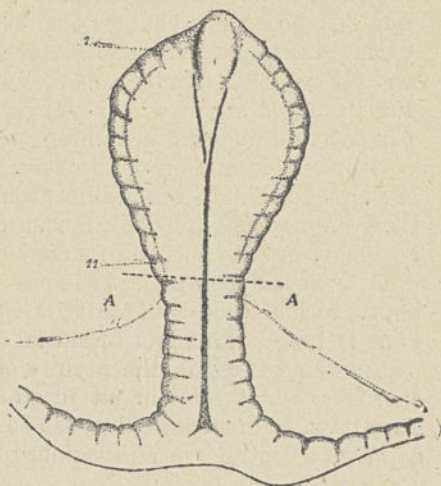


FIG. 18. — Plaque neurale d'un embryon d'*Acanthias* montrant les neuromères, d'après Locy.

La partie en avant de la ligne AA répond au cerveau, celle en arrière de cette ligne à la moelle; 1...11, les onze premiers neuromères.

la paroi du canal alimentaire (entoderme définitif ou *entéroderme*). La chorde dorsale se forme essentiellement de la même manière que chez l'*Amphioxus*, c'est-à-dire par reploiement en dessous d'une lame médiane, l'entoderme chordal; toutefois, de même que dans la formation des bandelettes mésodermiques la cavité coelomique primitive est effacée, de même ici les deux feuillets moyens qui bordent la gouttière chordale sont si rapprochés l'un de l'autre que l'ébauche de la chorde apparaît comme un épaississement plein de l'entoderme. La séparation de cette ébauche commence d'abord en avant à un endroit qui correspond à peu près à la première fente branchiale, et elle se continue de là en arrière où la chorde se confond de nouveau avec l'entoderme un peu en avant du canal neurentérique.

Après la formation de la chorde, un cordon cellulaire plein se détache de la paroi dorsale du canal alimentaire et prend place au-dessous de la chorde. C'est l'*hypochorde* que l'on rencontre encore au moins à l'état de traces, chez les embryons des Vertébrés supérieurs. L'hypochorde disparaît toujours pendant le développement sans laisser de restes. Peut-être représente-t-elle une gouttière longitudinale (gouttière épibranchiale) qui chez l'*Amphioxus* siège dans le toit de l'intestin branchial (KLAATSCH).

Au début le canal alimentaire s'étend en avant bien au delà du point où la chorde cesse, et se poursuit jusqu'à l'extrémité craniale de l'embryon où il s'arrête en formant un cul-de-sac contre le point où l'ectoderme tégumentaire de la face ventrale se relève pour passer dans la plaque neurale, c'est-à-dire

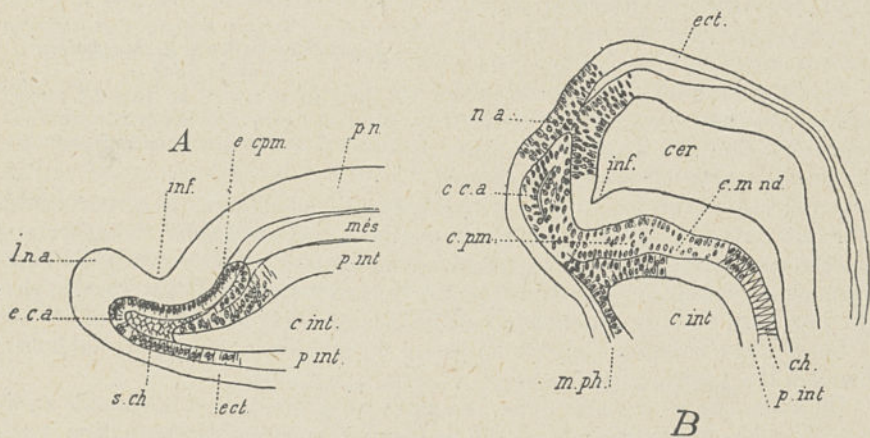


FIG. 19. — Transformations de l'intestin préoral, d'après J. PLATT.

A. Coupe sagittale passant un peu en dehors du plan médian de l'extrémité céphalique d'un très jeune embryon d'*Acanthias*.

B. Coupe sagittale de l'extrémité céphalique d'un embryon plus âgé de la même espèce, le neuropore antérieur est fermé.

c.c.a., cavité céphalique antérieure; — *cer.*, cerveau; — *c.int.*, cavité intestinale; — *ch.*, chorde; — *c.m.nd.*, cavité mandibulaire; — *c.p.m.*, cavité prémandibulaire; — *e.c.a.*, ébauche de la cavité céph. antér.; — *e.c.p.m.*, ébauche de la cav. prémand.; — *ect.*, ectoderme; — *inf.*, infundibulum; — *l.n.a.*, lèvre ventrale du neuropore antérieur; — *pn.*, neuropore antérieur (fermé); — *més.*, mésoderme; — *m.ph.*, membrane pharyngienne; — *p.int.*, paroi intestinale.

contre la lèvre ventrale du neuropore (fig. 19A). Cette portion terminale du canal alimentaire a reçu le nom d'*intestin préoral*, car elle est située en avant

de ce qui sera plus tard la bouche. Elle a une évolution très particulière que J. PLATT et C. K. HOFFMANN ont suivie. A un moment donné une dépression de la plaque neurale répondant à l'infundibulum se forme et vient appuyer sur la face dorsale de l'intestin préoral qu'elle déprime (fig. 19 A). La lumière du canal s'efface et les parois de ce dernier, accolées, forment une masse compacte de cellules indifférenciées que l'infundibulum divise en deux parties, l'une antérieure pré-infundibulaire, l'autre postérieure ou post-infundibulaire (fig. 19 B). Plus tard ces cellules se différencient : les unes, celles qui bordent la portion du canal alimentaire non oblitérée se disposent en un épithélium en continuité avec l'entéroderme qui forme la limite de ce canal, les autres forment pour la plupart du mésoderme qui prend place en avant et en dessus de l'extrémité du tube digestif; enfin, et dans la région post-infundibulaire seulement, un petit nombre de ces cellules placées sur la ligne médiane se transforment en cellules de la corde dorsale et prolongent cette dernière un peu en avant du point où elle s'arrêtait tout d'abord. La plus grande partie des parois de l'intestin préoral se transforme donc en mésoderme dont on verra la destinée plus loin, tandis que le reste engendre un petit segment de corde dorsale et le revêtement de l'extrémité antérieure du canal alimentaire définitif. Ce dernier forme un cul-de-sac contenu dans l'extrémité céphalique et dont la paroi ventrale s'accrole étroitement à l'ectoderme au fond de la fossette buccale. La membrane résultant de l'accolement de l'entoderme et de l'ectoderme s'appelle la *membrane pharyngienne*, elle se perforera plus tard pour donner l'ouverture faisant communiquer l'extrémité antérieure du canal alimentaire avec le dehors.

Telle est la première évolution de la partie craniale du canal alimentaire. Du côté caudal le développement est moins compliqué. Le canal alimentaire forme tout d'abord un tube qui parcourt toute la longueur de la queue à partir du pédicule vitellin entodermique jusqu'au canal neurentérique dans lequel il se continue. A ce niveau se rencontre la zone de prolifération dont il a été question plus haut et dont la partie la plus épaisse, ou nœud primitif, est située en dessous du canal entodermique qui présente en ce point une dilatation, la *vésicule caudale* de BALFOUR. Le canal alimentaire se renfle sur un point de son trajet de telle façon que le bord ventral de ce renflement vient en contact avec l'ectoderme de la queue. C'est le *renflement cloacal* qui est situé suivant l'époque du développement plus ou moins près de l'extrémité caudale mais qui en est bientôt séparé par une assez grande distance. L'anus se formera plus tard dans le point où l'entoderme du renflement cloacal se soude à l'ectoderme. On appelle *intestin post-anal* toute la partie du canal entodermique située en arrière de l'anus (voy. fig. 72 B).

Le canal alimentaire, terminé en cul-de-sac dans les extrémités céphalique et caudale de l'embryon, se continue largement dans sa partie moyenne avec le pédicule qui rattache l'embryon au vitellus. Cette portion moyenne reste à peu près stationnaire tandis que les deux autres augmentent beaucoup de longueur et deviennent le siège de différenciations importantes.

Tout d'abord dans l'intestin antérieur apparaissent les *fentes viscérales* ou branchiales. Ces fentes succèdent à la formation de diverticules latéraux de l'intestin, les poches branchiales. Ces poches se produisent successivement d'avant en arrière. Elles se dirigent vers l'ectoderme avec lequel elles ne tardent pas à entrer en contact, car celui-ci s'est légèrement enfoncé au-devant d'elles en laissant à la surface des parois latérales de l'embryon un sillon peu

profond, le *sillon branchial* (fig. 20). L'ectoderme du sillon branchial et l'entoderme de la poche s'accolent étroitement en formant une membrane mince,

la *membrane obturante* qui ne tarde pas à se perforer en son centre et à être remplacée par un orifice, la *fente viscérale*. Celle-ci est d'abord petite, elle s'allonge ensuite dans le sens dorso-ventral.

La formation des fentes branchiales découpe dans les parois latérales de l'extrémité antérieure des bandes ayant comme elles une direction dorso-ventrale et comprises entre deux fentes consécutives; ce sont les arcs viscéraux ou branchiaux. Au point de vue de leur structure les arcs viscéraux se composent d'une partie centrale ou axiale mésodermique et d'un revêtement épithélial, ectodermique en dehors, entodermique en dedans. On trouvera plus loin, à propos du mésoderme, des détails nécessaires sur l'origine et sur la disposition du mésoderme qui entre dans leur constitution. Il ne sera question ici que de leurs dispositions principales.

Les arcs viscéraux sont parmi les organes les plus caractéristiques des Vertébrés; ils jouent un rôle considérable dans la constitution de l'extrémité antérieure. Le premier, le plus rostral, est placé immédiatement en arrière de la fossette buccale dont il constitue le bord postérieur: c'est l'*arc mandibulaire*; il est suivi de la première fente viscérale ou évent (*spiraculum*). Le deuxième arc sert surtout à supporter l'appareil branchial, il s'appelle l'*arc hyoïdien*; il est suivi de la seconde fente viscérale qui passe toujours (chez les branchiés) au service de la respiration et constitue la première fente branchiale vraie. Le troisième arc est aussi dévolu à la respiration, c'est le premier arc branchial vrai. Les fentes et les arcs qui le suivent servent tous à l'hématose du sang et sont désignés par leur numéro d'ordre. Les fentes viscérales ne gagnent jamais la ligne médiane ventrale dont elles restent d'autant plus éloignées qu'elles sont plus caudales. Les antérieures s'en rapprochent davantage sans cependant confluer entre elles.

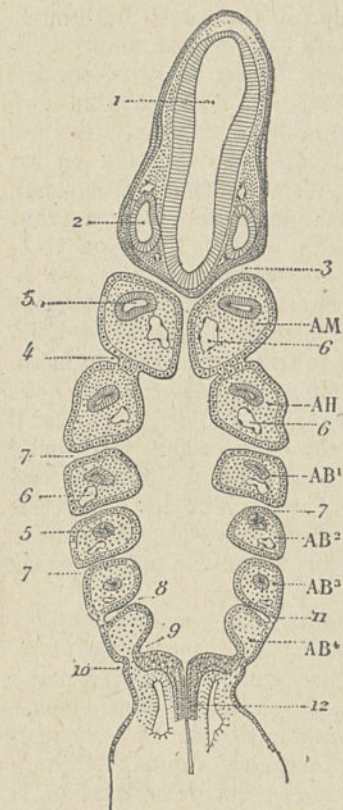


FIG. 20. — Coupe frontale d'un embryon de Torpille pour montrer la formation des arcs viscéraux.

AM, arc mandibulaire; — AH, arc hyoïdien; — AB¹, AB², 1^{er}, 2^e arcs branchiaux proprement dits.

1, cerveau; — 2, œil; — 3, bouche; — 4, première fente branchiale, oblitérée à ce niveau; — 5, 5, cavités céphaliques des arcs correspondants; — 6, 6, arcs aortiques; — 7, 7, fentes branchiales; — 8, cinquième poche branchiale; — 9, sixième poche; — 10, sillon branchial; — 11, membrane obturante; — 12, intestin.

Libres et séparés les uns des autres dans toute l'étendue des fentes, les arcs se rejoignent à leurs extrémités dorsale et ventrale et passent à ce niveau dans la paroi du corps qui redevient continue. Chez tous les Gnathostomes le coelome se prolonge sous la face ventrale de l'intestin dans la majeure partie de la région

branchiale où il forme une cavité servant à loger le cœur (cavité péricardique).

En arrière de l'intestin branchial le tube intestinal présente une portion très courte tout d'abord mais qui s'allongera beaucoup plus tard pour donner l'œsophage et l'estomac. Puis vient l'intestin moyen caractérisé par la présence des ébauches hépato-cystique, pancréatique et du canal vitellin. L'ébauche hépato-cystique se montre comme une forte saillie ventrale de la paroi du canal alimentaire, située immédiatement en avant du canal vitellin et présentant de chaque côté un bourgeon creux dirigé en dehors, ébauche des lobes hépatiques droit et gauche (voy. fig. 61). La portion caudale de l'ébauche formera le canal excréteur de la bile. L'ébauche pancréatique, unique chez ces animaux, est située sur la paroi dorsale de l'intestin moyen, le canal vitellin sur sa paroi ventrale. Ces parties subissent plus tard des déplacements importants les unes par rapport aux autres; il en sera question plus loin. En arrière du pédicule vitellin l'entoderme forme l'intestin spiral qui s'étend à peu près jusqu'au cloaque, enfin vient l'intestin post-anal qui s'atrophie bientôt.

DÉRIVÉS DU MÉSODERME. — Chez l'Amphioxus le mésoderme forme deux sacs latéraux allongés, les sacs coelomiques primitifs qui ne tardent pas à se segmenter transversalement en donnant les segments primordiaux. Chez les Sélaciens les bandelettes mésodermiques pleines qui représentent les sacs coelomiques de l'Amphioxus se divisent aussi bientôt, mais elles ne se segmentent pas sur toute leur hauteur, et tandis que leur partie dorsale segmentée constitue les segments primordiaux ou somites ou encore protovertèbres, leur partie ventrale restée continue forme la *plaque latérale*.

Avant que cette différenciation se produise, les cellules des bandelettes mésodermiques, qui étaient tout d'abord irrégulièrement disposées, prennent une disposition régulière, épithéliale, et forment deux feuillets, l'un externe ou latéral, l'autre médial, entre lesquels apparaît la cavité coelomique qui se prolonge jusque dans les somites.

La segmentation du mésoderme a été bien étudiée chez les Sélaciens par VAN WIJHE et par RABL. Dans le tronc où la disposition est la plus typique, le mésoderme se divise (VAN WIJHE) en une partie supérieure ou *épimère*, une partie moyenne ou *mésomère*, et en une partie inférieure ou *hypomère* répondant à une petite partie dorsale (segmentée chez ces animaux) de la plaque latérale et non, comme on le dit quelquefois, à la plaque latérale tout entière. L'épimère donne naissance à deux parties, le *myotome* ou segment musculaire et le *scélérotome* ou segment squelettique; le mésomère donne naissance au *néphrotome* ou segment rénal, quant à l'hypomère, il fournirait la portion segmentaire du pronéphros (dans les segments antérieurs), et les gonotomes (segments sexuels) dans les segments postérieurs. Au-dessous des hypomères le mésoderme est insegmenté et constitue la plaque latérale. Si, comme on le fait d'habitude, on appelle segments primordiaux les parties dorsales segmentées du mésoderme, on voit que chez les Sélaciens les segments primordiaux comprennent trois parties, l'épimère, le mésomère et l'hypomère, mais n'empiètent pas sur la plaque latérale. Ils ne sont donc pas complètement homologues à ceux de l'Amphioxus qui renferment aussi les éléments de la plaque latérale. Ils ne sont pas non plus complètement homologues de ceux des Amniotes, car ils s'étendent plus fortement du côté ventral que ces der-

niers, puisqu'ils comprennent les hypomères et les mésomères qui chez les Amniotes ne sont pas segmentés.

Ceci dit, il faut examiner comment se comporte ultérieurement le mésoderme au niveau d'un segment primordial et de la plaque latérale qui y fait

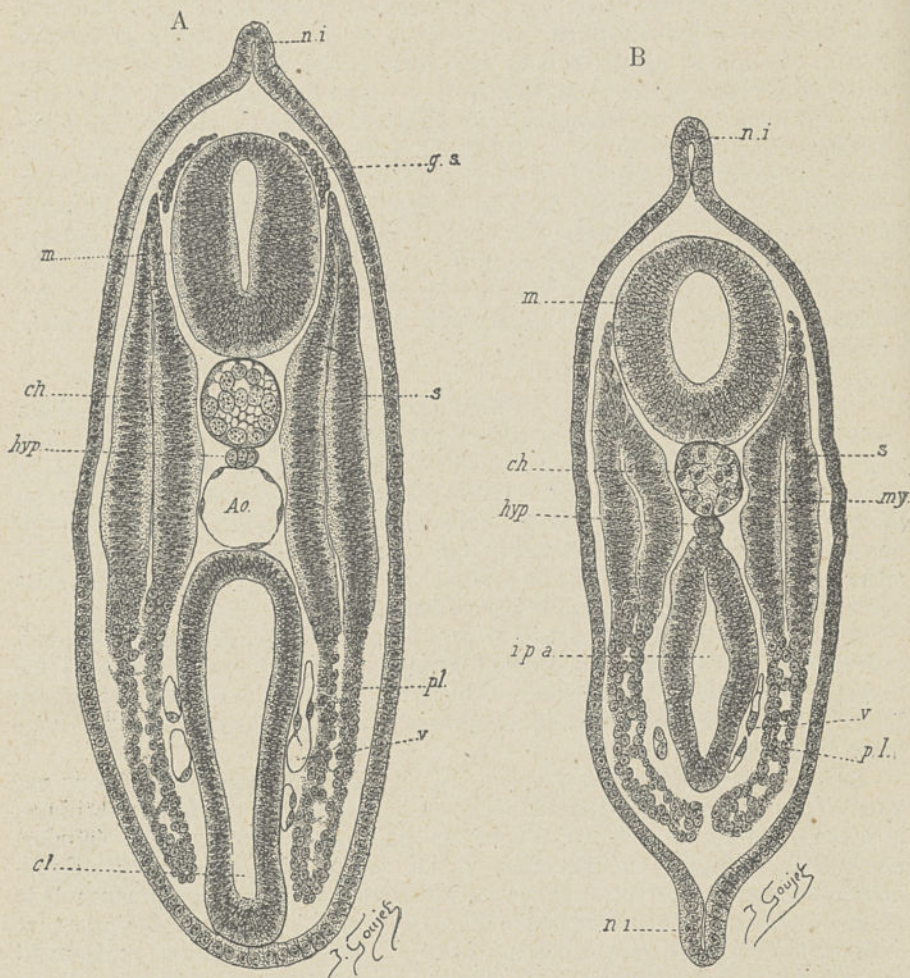


FIG. 21. — Coupes transversales d'un embryon de Torpille long de 10 millimètres.

A, coupe passant par le renflement cloacal. — B, coupe passant en arrière du cloaque, près de l'extrémité caudale.

Ao., aorte; — ch., chorde; — cl., renflement cloacal; — g. s., ganglion spinal; — hyp., hypochorde; — i. p. a., intestin post-anal; — my., myocœle; — m., moelle; — n. i., notopleuric invagination; — p. l., plaque latérale; — s., somite; — v., vaisseau.

suite. Dans toute cette étendue le mésoderme est disposé comme on l'a vu en deux lames épithéliales, latérale et médiale entre lesquelles se creuse le coelome. Le prolongement du coelome dans l'épimère s'appelle le *myocœle*; il forme le *néphrocœle* dans le mésomère, enfin il constitue dans la plaque latérale le *splanchnocœle* ou coelome proprement dit.

L'épimère va se séparer bientôt des parties sous-jacentes, mais auparavant, à l'extrémité ventrale de sa lame médiale se forme une légère invagination dirigée en dedans, qui est un bourgeon creux placé entre la lame médiale de l'épimère et les parties plus axiales de l'embryon (chorde, névraxe). Ce bourgeon s'appelle le *scélrotome*. Il possède au début une cavité, prolongement du coelome, mais celle-ci ne tarde pas à disparaître; les cellules du bourgeon se multiplient abondamment, perdent leur ordonnance épithéliale, les limites du bourgeon s'effacent et les cellules du scélrotome forment une masse diffuse de mésenchyme. Nous avons fait naître le scélrotome de la partie inférieure ou ventrale de l'épimère, c'est l'opinion de RABL, et l'on peut ajouter à l'appui de cette vue que le scélrotome se forme effectivement aux dépens de l'épimère chez les Amniotes, mais chez les Séla-ciens cela est moins certain, et divers auteurs, VAN WIJHE, RÜCKERT, H.-E. ZIEGLER, le rattachent au néphrotome.

Ce qui reste de l'épimère après la séparation du scélrotome constitue le *myotome* (RABL). Le myotome est formé des deux lames de l'épimère, dont la médiale est déjà plus épaisse que la latérale et commence à manifester les signes de la formation du tissu musculaire avant même que le scélrotome soit complètement séparé. Dès que cette séparation a eu lieu les deux lames du myotome se continuent l'une dans l'autre à son extrémité ventrale et le myotome ainsi individualisé se sépare du reste du mésoderme en formant un corps bien distinct dont les destinées seront étudiées à propos du système musculaire.

Le mésomère forme dans le segment primordial une partie rétrécie, canaliculaire, unissant l'épimère à l'hypomère; à cause de cela on l'appelle souvent le canal d'union (*Verbindungscanal*). Lors de l'individualisation du myotome, ce canal s'oblitére à son extrémité dorsale et forme un tube aveugle débouchant dans le coelome par son extrémité ventrale. Chacun de ces tubes devient plus tard un des canalicules transverses du corps de Wolff, qui s'unissent secondairement au canal de Wolff. Ce dernier placé en dehors du mésomère, entre l'ectoderme et le feuillet cutané, s'étend longitudinalement depuis l'extrémité antérieure du

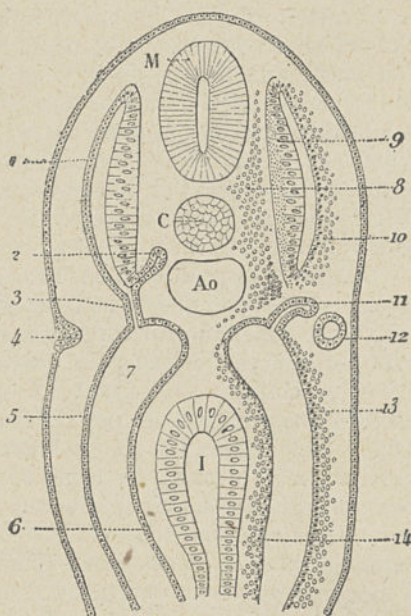


FIG. 22. — Schéma pour montrer la composition du mésoderme et l'origine du mésenchyme.

Le côté gauche de la figure représente un stade plus jeune, le côté droit un stade plus avancé.

Ao., aorte; — C., chorde; — I., intestin; — M., moelle.

1, épimère; — 2, scélrotome; — 3, mésomère (néphrotome); — 4, rudiment du canal de Wolff; — 5, lame fibro-cutanée; — 6, lame fibro-intestinale; — 7, coelome; — 8, mésenchyme né du scélrotome; — 9, lame musculaire du myotome; — 10, lame externe du même; — 11, canalicule du corps de Wolff; — 12, canal de Wolff; — 13, mésenchyme formé par la lame fibro-cutanée; — 14, *id.* par la lame fibro-intestinale.

tronc jusqu'au niveau du cloaque. On en reparlera plus tard, ainsi que des hypomères; pour le moment il suffit de retenir que l'on trouve dans le mésoderme de l'embryon trois parties, le myotome, le néphrotome et au-dessous de celui-ci les lames fibro-cutanée et fibro-intestinale dérivées de la plaque latérale et formant le revêtement du coelome.

De plus une quantité considérable de mésenchyme s'est formée pendant toute cette évolution. Le mésenchyme naît du mésoderme en divers points : d'abord au niveau du sclérotome qui en est une des principales sources, puis il s'en forme aux dépens de la lame latérale du myotome et des deux lames de la plaque latérale, sur leur face opposée au coelome. Celui qui est formé par la lame fibro-cutanée se porte entre l'ectoderme et cette lame, tandis que celui provenant de la lame fibro-intestinale s'étend entre l'entoderme et elle-même, se mélangeant en haut avec le mésenchyme venu du sclérotome. Tout ce mésenchyme forme un tissu de remplissage continu au milieu duquel les autres parties sont maintenant plongées.

Telle est la disposition d'une tranche de mésoderme prise au niveau du tronc où elle est typique, mais il ne faudrait pas croire qu'elle se rencontre la même dans toute l'étendue du corps. En réalité, elle n'est telle que dans le tronc, c'est-à-dire à partir d'un point pris en arrière de la dernière fente branchiale, jusqu'au cloaque. En avant et en arrière de cette région le mésoderme montre une structure un peu différente. D'abord les somites n'offrent plus de néphrotome; ensuite la plaque latérale elle-même se comporte d'une manière particulière. En avant du tronc l'existence d'une plaque latérale peut être mise en question depuis les travaux de FRORIEP; en arrière, la plaque latérale ne se subdivise pas toujours en deux lames, entre lesquelles se placerait le coelome, mais elle forme chez la Chimère une lame unique qui se résout bientôt en mésenchyme (SCHAUINSLAND).

Il faut envisager maintenant la distribution des segments primordiaux dans l'embryon et indiquer les limites de leur extension, notamment dans la région céphalique. La présence des somites dans cette région a donné lieu à une série de controverses très longues et très sérieuses. Nous exposerons d'abord les résultats obtenus par FRORIEP, et nous donnerons ensuite ceux des auteurs précédents qui seront ainsi plus faciles à comprendre.

Dans un embryon de Torpille de 1 mm. 8 il y a seize segments primordiaux, dont les treize premiers appartiennent à la tête comme on peut s'en convaincre en déterminant, par l'examen de stades successifs, la limite cranio-vertébrale. Ces protovertèbres céphaliques sont désignées, suivant la nomenclature adoptée par FÜRBRINGER pour les nerfs de cette région, par les dernières lettres de l'alphabet allemand, la dernière *z* étant celle qui précède immédiatement le premier segment du tronc. La plus antérieure porte la lettre *n*. Cette rangée de protovertèbres s'étend rostralement jusqu'à la première fente viscérale, mais elle ne se poursuit jamais en avant de ce point. Cette limite est indiquée sur la fig. 23 par l'extrémité antérieure de la chorde et elle correspond à une courbure marquée de l'intestin antérieur. En réalité la chorde se prolonge bien tout d'abord un peu en avant du point où elle est figurée ici, mais cette partie antérieure de la chorde offre des propriétés spéciales; elle est fortement recourbée ventralement, ses cellules sont ordonnées en petits amas lâches, elle n'est pas engainée par une limitante élastique rigide et enfin elle ne tarde pas à disparaître. Le mésoblaste qui entoure cette chorde caduque forme avec elle une région très particulière qui ne se segmente jamais, c'est la

région *préspinale* (FRORIEP) ainsi dénommée par opposition à la région postérieure segmentée ou *spinale* qui s'étend en avant jusqu'à la courbure de l'intestin antérieur. Il y a une différence complète dans le développement ultérieur de chacune de ces parties. La partie préspinale qui semble affectée à la formation de la région branchiale s'accroît en arrière en envahissant de plus en plus la partie antérieure de la partie spinale qui disparaît devant elle. En effet, les protovertèbres antérieures disparaissent graduellement en se transformant en mésenchyme. La protovertèbre *n* disparaît la première, puis *o*, *p*, *q*, *r*, *s*, *t*, *u*, *v* s'atrophient ensuite comme si elles cédaient la place à l'ébauche ganglionnaire du nerf vague qui se développe fortement à ce moment; enfin *w* et *x* sont détruites à leur tour. La partie de la chorde correspondant aux protovertèbres disparues ne s'atrophie pas simultanément mais au contraire persiste et passe au service du mésoblaste présinéal, qui l'envahit au fur et à mesure du recul des protovertèbres, et elle lui fournit un soutien axial. Le mésoblaste présinéal suit pas à pas le matériel protovertébral se résolvant en mésenchyme et pénètre ainsi dans un territoire qui ne lui appartenait pas d'abord. FRORIEP s'est assuré que la partie caudale du mésoblaste présinéal ne s'augmente pas aux dépens du matériel mésenchymateux fourni par les protovertèbres caduques, mais est bien formé par une prolifération du mésoblaste présinéal si peu développé au début, car il est toujours plus serré et plus sombre que le mésenchyme lâche dérivé de la dissolution des protovertèbres.

Le développement du mésoblaste présinéal se lie étroitement avec la formation de l'appareil branchial. Ce mésoblaste entoure les fentes viscé-

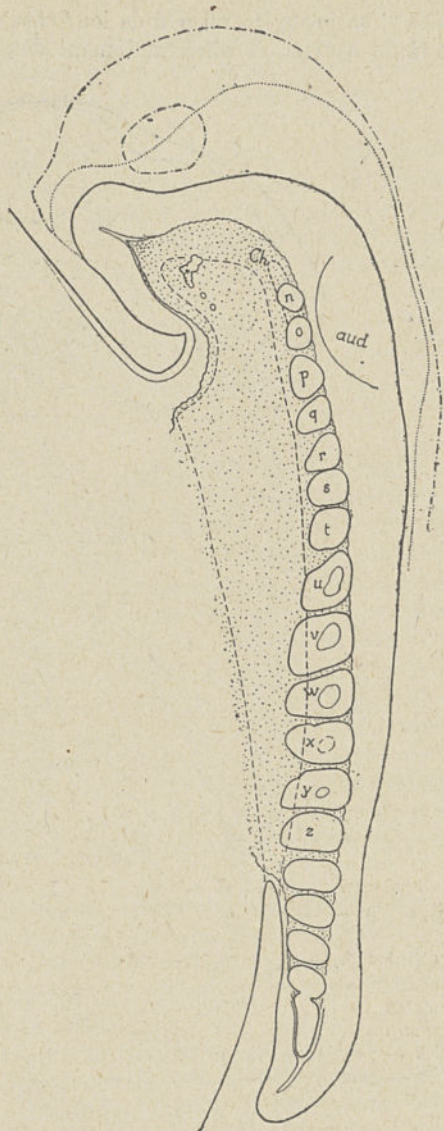


FIG. 23. — Trois embryons de *Torpille ocellée*, reconstruction en profil faite sur la série des protovertèbres, d'après FRORIEP.

La ligne pleine donne le contour d'un embryon de 1,8 millimètre. — La ligne ponctuée, celui d'un embryon de 2 millimètres. — La ligne en tirets et points, celui d'un embryon de 2,2 millimètres. La paroi ventrale, en coupe médiane, est représentée par la ligne en tirets.

aud., champ auditif; — Ch., extrémité rostrale de la partie spinale de la chorde; — *n*....., *z*, somites céphaliques.

rales et se prolonge un peu de leur côté dorsal; en même temps il se creuse çà et là de cavités et offre finalement des dispositions particulières depuis long-

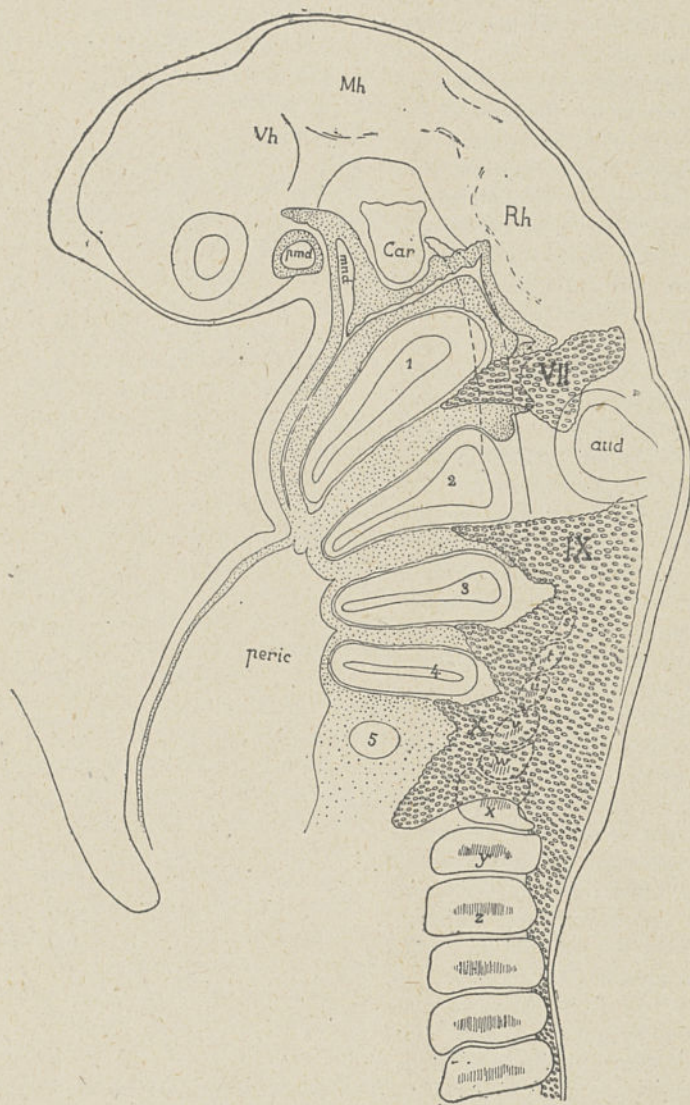


FIG. 24. — Embryon de *Torpille ocellée* de 5 millimètres de long, stade J, d'après FRORIEP
aud., champ auditif; — Car., commissure transversale des carotides internes; — mnd., cavité mandibulaire; — pmd., cavité prémandibulaire; — peric., péricarde; — s....., z., somites céphaliques; — 1 à 5, poches viscérales; — VII, IX, X, ébauches des ganglions nerveux des septième, neuvième et dixième paires; — Mh., cerveau moyen; — Rh., cerveau postérieur; — Vh., cerveau antérieur.

temps observées. En avant de l'invagination buccale se forme une cavité spéciale, la *cavité prémandibulaire* de BALFOUR (1^{er} somite céphalique de

VAN WIJHE). En avant de la première fente viscérale, le mésoblaste forme dans l'arc viscéral qui précède cette dernière une tige creusée d'une cavité; c'est la *cavité mandibulaire* (BALFOUR) dont l'extrémité dorsale correspond au II^e somite de VAN WIJHE, et ces dispositions se poursuivent en arrière comme on le verra plus loin.

Pendant que s'effectuait l'accroissement caudal de la partie préspinale de l'embryon, la vésicule auditive s'est légèrement déplacée en arrière. Tandis que son bord ventral est situé au stade D au-dessus des premiers somites *n* et *o*, il se trouve plus tard au-dessus de *p* et de *q*. Mais il n'y a jamais de somites en avant de la vésicule auditive, tous sont métotiques (FRORIEP).

Cette description permet d'expliquer certaines contradictions des embryologistes qui ont étudié le développement de la tête et qui ont obtenu des résultats fort peu concordants, mais que l'on ne peut passer sous silence à cause de leur importance pour la compréhension des idées qui se sont succédé sur la nature et sur la constitution de la tête.

BALFOUR a parlé le premier (1876) de ces formations mésoblastiques de la tête. Il décrit dans le mésoderme céphalique des embryons des Elasmobranches, avant la formation de la première fente viscérale, une *cavité céphalique* placée de chaque côté de l'extrémité craniale du tube digestif, et étendue de la cavité péricardique, jusque derrière l'œil. La première fente viscérale divise la « cavité céphalique » en une cavité antérieure et une postérieure. L'antérieure se divise sans l'intervention d'une fente viscérale en une cavité prémandibulaire et une cavité mandibulaire; avec l'apparition des autres fentes la cavité postérieure se divise corrélativement en autant de parties qu'il y a d'arcs, de telle sorte qu'il y a finalement huit cavités en tout : prémandibulaire, mandibulaire, hyoïdienne et cinq branchiales. Les parois de ces cavités forment des muscles. Comparant leur cavité au myocœle des protovertèbres, BALFOUR admit que les « cavités céphaliques » étaient homodynames des somites, bien qu'elles s'étendissent sur la moitié ventrale du corps, ce que ne font pas les somites vrais.

VAN WIJHE homologue la partie ventrale des cavités céphaliques avec les plaques latérales du tronc et leur partie dorsale avec les vrais somites. Il admit dans la tête neuf segments ainsi disposés : le I^{er} est représenté par la cavité prémandibulaire, il est réduit purement au somite et manque de partie ventrale; il communique avec celui du côté opposé par un canal placé au-dessus de l'intestin antérieur. Le II^e est représenté par la partie supérieure dilatée de la cavité mandibulaire, le prolongement de cette dernière dans l'arc de même nom répondant à sa partie ventrale (plaque latérale). Ce somite comme tous les autres, du IV^e au VIII^e, est situé en avant de la fente viscérale correspondante, qu'il recouvre par conséquent par la moitié postérieure de sa portion dorsale, mais le III^e fait exception en ce sens qu'il n'y a pas de poche sous sa moitié postérieure et qu'il se confond avec la partie ventrale du IV^e qui forme la cavité viscérale de l'arc hyoïdien. VAN WIJHE en conclut qu'une fente branchiale a disparu à ce niveau, entre la première et la seconde fente, et que par conséquent le second arc est formé de deux arcs consécutifs confondus. Le IV^e somite placé sur la II^e poche branchiale est rudimentaire et disparaît bientôt, de même le V^e (III^e poche), le VI^e est encore insignifiant, les VII^e et VIII^e sont mieux développés, le IX^e enfin atteint la taille des somites du tronc (fig. 25).

A peine la description de VAN WIJHE était-elle donnée qu'elle fut suivie d'autres fort discordantes.

DOHRN s'éleva tout d'abord contre l'idée de considérer les cavités céphaliques comme représentant des somites, il les regardait comme des formations mésodermiques entièrement *ventrales*, puis plus tard il décrit dans l'embryon de la Torpille un grand nombre de segments mésodermiques dorsaux qu'il regarda comme des somites, et dont le nombre s'élevait à dix-neuf. Là où VAN WIJHE plaçait son premier somite il y en avait au moins quatre pour DOHRN; au second somite de l'auteur hollandais correspondaient trois somites; de même au troisième et au quatrième; le cinquième était représenté par deux segments, enfin les quatre derniers, du sixième au neuvième inclus, par un seul segment chacun.

KILIAN aboutit à peu près au même résultat et décrit dans la tête dix-

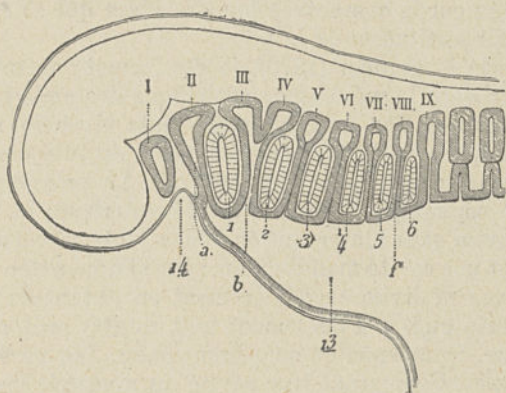


FIG. 25. — Schéma pour montrer les neuf somites céphaliques de van Wijhe.

I à IX, les neuf segments céphaliques; — 1 à 6, les six premières poches branchiales; — a, b, f, « cavités » des 1^{er}, 2^e et 6^e arcs viscéraux; — 13, péricarde; — 14, stomodaeum.

huit somites, mais le groupement de ces segments par rapport aux somites de VAN WIJHE ne coïncidait pas avec celui admis par DOHRN.

A peu près à la même époque, miss JULIA PLATT arriva à des résultats plus voisins de ceux de VAN WIJHE. Elle trouva dans la tête d'*Acanthias* douze somites, soit trois de plus que VAN WIJHE. Le plus cranial se trouve en avant de la cavité prémandibulaire ou 1^{er} somite de VAN WIJHE, le second somite supplémentaire est formé par la partie caudale du II^e et le troisième est intercalé entre le III^e et le IV^e. Le somite le plus antérieur reçoit de J. PLATT le nom de *cavité céphalique antérieure*; il est formé par du mésoderme provenant d'une découpe passive de la partie antérieure de l'intestin préoral par l'accroissement en dessous de l'infundibulum (voyez plus haut page 33 et fig. 19). Le mésoblaste vrai ne s'étend que jusqu'au somite mandibulaire (II^e de VAN WIJHE); ce qui est avant ne vient pas des bandelettes mésodermiques, mais d'une masse cellulaire produite par la paroi dorsale de l'intestin antérieur. Cette masse doit être considérée comme de l'entoderme indifférent dans lequel mésoderme et ébauche chordale sont encore confondus. La chorde ne se sépare de l'entoderme que jusqu'au niveau du somite mandibulaire. La masse

située en avant de la chorde est ultérieurement découpée par l'infundibulum en deux morceaux; l'antérieur forme à droite et à gauche de la ligne médiane une cavité (cavité céphalique antérieure), le postérieur forme les deux cavités pré-mandibulaires qui confluent entre elles sur la ligne médiane par un canal étroit. Les deux cavités céphaliques antérieures sont aussi unies entre elles sur la ligne médiane; mais c'est par un cordon plein de cellules mésodermiques. Plus tard les parois de ces cavités et le cordon qui les unit se transforment en mésenchyme qui remplit l'espace laissé libre entre le cerveau, les vésicules optiques et l'épiderme (C. K. HOFFMANN).

A la suite de ces différentes publications, le nombre des somites céphaliques paraissait donc devoir être assez grand et supérieur à celui donné par VAN WIJHE lorsque C. RABL mit en question l'existence même d'une partie d'entre eux. D'après lui, les segments situés en avant de la vésicule auditive sont très contestables. Sans doute le mésoderme est segmenté dans cette région, mais cette segmentation est tout autre que celle du tronc et en diffère non seulement par le mode d'apparition des sillons limites entre les différentes parties, mais encore en ce que ces parties ne sont jamais aussi nettement séparées que les protovertèbres, et en ce que ces segments se transforment d'une manière tout autre. Une protovertèbre doit former un fragment du mésoderme dorsal et seulement du dorsal; elle doit se différencier en un myotome et en un sclérotome. Ces prétendues protovertèbres de la partie antérieure de la tête ne concordent en aucun de ces points avec celles du tronc; ce ne sont donc pas de véritables somites. Celles-là seules qui sont placées en arrière de la vésicule auditive peuvent être considérées comme des protovertèbres légitimes, leur nombre est par conséquent beaucoup plus limité que ne le pensent les auteurs ci-dessus.

Une nouvelle description concordant à peu près avec celle de VAN WIJHE fut donnée en 1896 par C. K. HOFFMANN; enfin en 1902 FRORIEP exposa les faits qui ont été décrits ci-dessus. Ses résultats expliquent les contradictions des auteurs; celles-ci sont dues surtout à une interprétation défectueuse de certaines différenciations du mésoblaste préspinal. En effet, dans la partie antérieure de ce dernier se forment de petites cavités arrondies où mûriformes que l'on a parfois regardées comme des cavités de protovertèbres, mais qui n'ont rien à faire avec celles-ci, car les cellules qui les entourent ne se limitent pas périphériquement d'avec le reste du mésoblaste. D'autre part, les cavités plus nettes et mieux limitées décrites par VAN WIJHE et d'autres sur la portion dorsale des fentes viscérales n'indiquent point la présence de protovertèbres. Cela est indubitable d'après la description de FRORIEP faisant voir que ce mésoblaste n'a rien de commun avec le mésoderme segmenté qui s'avance d'abord jusqu'au niveau de la première fente et disparaît ensuite. Cette description s'accorde du reste avec une série de faits avancés par d'autres auteurs : avec les critiques de KASTCHENKO qui trouva au niveau du II^e au V^e somites de VAN WIJHE seulement des traces de segmentation si indistinctes que l'on ne pouvait pas limiter les segments avec certitude; avec celles de C. RABL qui ne trouvait aux quatre premiers segments de VAN WIJHE « qu'à peine une lointaine ressemblance avec des protovertèbres ». Enfin la difficulté que DOHRN et KILIAN éprouvaient pour grouper ces segments par rapport aux fentes viscérales et les discordances dans ce groupement montrent bien le peu de netteté de ces prétendus somites.

Il suffit donc de retenir qu'en avant de la future limite cranio-vertébrale

il existe un certain nombre de somites céphaliques, dont la quantité varie suivant les divers types, et dont les plus antérieurs disparaissent en se transformant en mésenchyme, tandis que la place qu'ils occupaient est envahie secondairement par l'appareil branchial.

Si la description de FRORIEP est complètement exacte, ces somites offrent en outre la particularité de n'être pas continués ventralement par une plaque latérale; en effet, le mésoderme qui est placé ventralement par rapport à eux a une origine particulière et provient du mésoderme préspinal fourni sans doute par l'intestin préoral.

Enfin les dispositions du mésoderme dans la tête ont été rapprochées par FRORIEP, de considérations générales émises par VAN WIJHE sur le mésoderme. On a vu que la manière d'être de la chorde n'est pas la même dans toute la région préspinale. Dans la région mandibulaire il y a, comme dans la spinale, un chordentoblaste qui forme une portion de la chorde, mais seulement celle qui disparaît plus tard (portion caduque de la chorde). Dans la région prémandibulaire, au contraire, il n'y a jamais de chordentoblaste, mais son matériel de formation et celui du mésoblaste demeurent confondus dans la paroi dorsale de l'intestin antérieur. Cette masse indifférente se sépare à un moment donné pour former le matériel de la cavité prémandibulaire de BALFOUR et des cavités céphaliques antérieures de J. PLATT (région achorde). Il y aurait donc dans la tête trois régions : *achorde*, *caducichorde*, et *pérennichorde*. VAN WIJHE regarde comme vraisemblable que le mésoblaste d'Amphioxus, des Cyclostomes, des Sélaciens, naît sous la forme de trois évaginations : une antérieure impaire et deux paires se suivant caudalement, les *proto*, *méso* et *métasome*. Le protosome correspond à la partie achorde, le mésosome à la caducichorde avec la musculature oculaire et celle des arcs, et le métasome à la pérennichorde comprenant l'ensemble de la musculature protovertébrale. VAN WIJHE pense que la vésicule auditive est la limite du méso et du métasome.

BIBLIOGRAPHIE

- B. HATSHECK. *Studien über Entwickel. des Amphioxus*. Arbeit. a. d. Zoolog. Instit. zu Wien, Bd IV, 1882. — J. W. VAN WIJHE. *Ueber die Mesodermsegmente*, etc. Verhand. d. K. Akad. Amsterdam, Bd XXII, 1883. — LE MÊME. *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes*, etc. Archiv f. mikr. Anat., Bd XXXIII, 1889. — F. M. BALFOUR. *Traité d'Embryologie et d'Organogénie comparées*, T. II, 1885. — A. DOHRN. *Studien z. Urgesch.*, etc., St. X. Mittheil, a. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd VI, 1886. — LE MÊME, *id.*, Stud. XV, Mittheil. Neapel, Bd IX, 1890. — KILLIAN. *Zur Metamerie des Selachierkopfes*. Verhand. Anat. Gesellsch. 1891. — J. B. PLATT. *Further contrib. to the morphology of the Verteb. Head*. Anatom. Anzeig., Bd VI, 1896. — C. K. HOFFMANN. *Beitrag zur Entwick. d. Selach. Morpholog. Jahrbuch*, Bd XXIV, 1896. — C. RAU. *Ueber die Metamerie d. Wirbelth. Kopf*. Verhandl. Anatom. Gesellschaft. 1892. — FR. KOPSCH. *Experim. Untersuch.*, etc. Verhandl. Anatom. Gesellsch. 1898. — H. E. ZIEGLER. *Lehrbuch d. vergleich. Entwick. d. niederen Wirbelthiere*, 1902. — FRORIEP. *Zur Entwickel. d. Wirbelthierkopfes*. Verhandl. Anatom. Gesellsch. 1902. — LE MÊME. *Einige Bemerkungen z. Kopffrage*. Anatom. Anzeig., Bd XXI, 1902. — O. HERZIG. *Die Lehre von d. Keimblättern*. Handbuch. d. vergl. und exper. Entwickel. Lehre, Bd I, Th. I. 1903.

CHAPITRE II

EMBRYOLOGIE TOPOGRAPHIQUE

L'Embryologie topographique décrit le développement de la forme du corps et de ses principales régions ou de ses appendices. Elle montre comment la configuration externe est obtenue par la réunion de parties différant à la fois par leur origine et par leur nature, et apprend à connaître du même coup les grands traits de la configuration interne, si étroitement dépendante de la nature et du groupement des parties ou des régions. Elle s'occupe donc des parties de l'embryon, non pas en tant qu'organes concourant à former un appareil de fonction déterminée, mais en tant que composantes de la forme et que pièces de l'architecture du corps.

Ainsi les arcs viscéraux constituent l'appareil respiratoire des Poissons, mais ils prennent aussi une part importante à la formation des parois latérales de l'extrémité céphalique; or ce côté de leur histoire a été très négligé et pourtant il est fort instructif, car leur manière d'être dans les principaux groupes est très différente, et aussi propre à définir ces groupes que d'autres caractères employés dans ce but. L'embryologie topographique permet de le mettre pleinement en lumière.

De même la configuration et le cloisonnement de la cavité générale ont une valeur très grande et présentent des différences fondamentales suivant les différents groupes, mais ces caractères ne sont point suffisamment décrits lorsque les limites du coelome et ses divers compartiments ne sont point étudiés ensemble dans un chapitre spécial et sont exposés dans plusieurs chapitres séparés à propos des divers organes. Il y a aussi tout avantage, pour bien comprendre l'organisation des Vertébrés, à connaître le mode de formation des membres et leurs rapports avec les autres parties du corps tels que l'Embryologie topographique les montre, car cela donne sur eux une vue d'ensemble très propre à faciliter l'étude ultérieure des détails de leur constitution.

Enfin, à côté de tous les avantages particuliers qui viennent d'être esquissés, l'étude embryologique des régions offre encore celui de rétablir la continuité de l'organisme brisée par le mode d'exposition généralement suivi, qui sépare et isole les différents systèmes comme le fait la dissection. Elle comble les lacunes qui résultent de cette manière de faire et rend en même temps les plus grands services pour la connaissance pratique des animaux.

Il est bien entendu toutefois que l'Embryologie topographique ne saurait comprendre l'étude embryologique complète des organes qui constituent une région. Elle ne les considère qu'au point de vue de leur forme, de leur situation et de leurs rapports entre eux ou avec l'ensemble. Leur constitution intime et leur signification morphologique seront étudiées plus tard. Ainsi à propos de la tête on ne discutera pas, on n'envisagera même pas la question de sa nature métamérique qui ne peut être abordée qu'après l'étude du système nerveux.

SECTION I. — LA TÊTE ET LE COU.

La tête est formée par la réunion de parties très diverses provenant du système nerveux et sensoriel, des parois des cavités nasales et buccale et enfin des arcs viscéraux.

Le cerveau et les organes sensoriels qui lui sont immédiatement annexés (œil et oreille) seront étudiés plus loin, comme le squelette qui les entoure. Leur connaissance complète n'est pas indispensable pour le moment, et les diverses figures destinées à montrer le développement des autres parties de la tête feront suffisamment comprendre la part qui leur revient dans celle-ci. Les autres parties seront au contraire examinées en détail; elles jouent en effet dans la formation de la tête un rôle très facile à comprendre, même sans connaître leur constitution anatomique définitive.

ARTICLE I. — LA BOUCHE ET LES ORGANES OLFACTIFS.

La bouche et les organes olfactifs se développent si près les uns des autres qu'il est impossible de scinder leur description sous peine de s'exposer à des répétitions constantes. La substance qui les entoure et les circonscrit forme la *face* qui s'étend depuis le bord rostral de la capsule crânienne en avant, jusqu'au bord caudal de la bouche inclusivement. La face comprend donc l'appareil olfactif avec le rostre ou le museau et la bouche.

L'appareil olfactif prend naissance dans la masse du tissu qui revêt la face ventrale de l'extrémité céphalique de l'embryon en avant de la bouche embryonnaire; il contracte en outre des rapports étroits avec la cavité buccale chez tous les Vertébrés à respiration aérienne.

La bouche fait communiquer l'extrémité rostrale du tube digestif avec l'extérieur. Les parties qui la limitent chez l'adulte ont une valeur différente suivant les groupes et ne sont pas toujours homologues, mais l'orifice initial qui permet cette communication et autour duquel ces parties se développent est creusé dans une partie de l'embryon qui a toujours la même valeur morphologique et est parfaitement homologue dans toute la série des Crâniotes, c'est la *membrane pharyngienne*.

La membrane pharyngienne est formée par l'accolement de l'ectoderme avec l'entoderme de l'intestin antérieur. Ces deux feuilletts en s'accolant forment une lame épithéliale mince, dans laquelle le mésoderme manque complètement dans toute l'étendue où l'accolement s'est opéré, c'est-à-dire sur une surface arrondie ou ovalaire qui constitue la membrane pharyngienne proprement dite. Sur les bords de cette étendue, le mésoderme s'interpose entre

les deux feuillets, la membrane devient plus épaisse et elle se comporte ultérieurement d'une manière tout autre. En effet toute la partie de la membrane dans laquelle l'ectoderme et l'entoderme sont accolés ne tarde pas à se résorber entièrement, laissant à sa place un orifice bordé par la portion tridermique de la membrane qui persiste et forme le *voile pharyngien* ou plus simplement le voile, tapissé cranialement par l'ectoderme, caudalement par l'entoderme qui se continuent l'un dans l'autre sur son bord. Le voile persiste chez l'Ammocète, il disparaît entièrement chez les Vertébrés supérieurs et n'a absolument rien de commun avec le voile du palais des Mammifères. Le mécanisme de la formation de l'ouverture buccale par résorption et perforation de la membrane pharyngienne se retrouve dans la création de tous les orifices

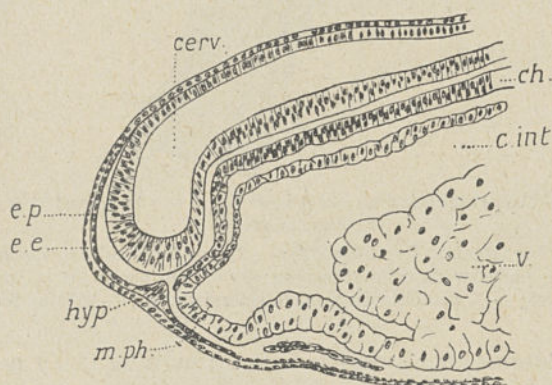


FIG. 26. — Coupe sagittale d'un embryon de *Rana esculenta*, long de 3,6 millimètres, d'après CORNING.

cerv., cerveau; — ch., chorde; — c. int., cavité intestinale; — e. e., ectoderme, couche externe; — e. p., ectoderme, couche profonde ou nerveuse; — hyp., hypophyse; — m. ph., membrane pharyngienne.

naturels des Vertébrés; seuls l'anús des Lamproies et peut-être aussi celui des Urodèles dérivent directement d'un orifice préexistant, le blastopore.

La membrane pharyngienne se forme dans la plupart des embryons après que l'extrémité céphalique s'est déjà un peu différenciée; elle est placée à la face ventrale de l'intestin antérieur, un peu en arrière de l'extrémité craniale de ce dernier qui forme l'*intestin préoral*.

La formation de la membrane pharyngienne précède par cénogenèse, chez les Mammifères, le développement de l'extrémité céphalique. Cette membrane est déjà visible chez des embryons dont l'extrémité céphalique ne fait pas d'autre saillie sur le blastoderme que celle due à l'épaisseur de la plaque neurale. Lorsque la tête se développe ensuite, se dégage du blastoderme et se prolonge en avant de son point d'insertion sur ce dernier, la membrane pharyngienne située jusqu'alors en avant d'elle est entraînée sur sa face ventrale où elle prend sa position définitive.

Chez les Sélaciens et chez les Amniotes le grand développement du cerveau antérieur et la forte courbure ventrale qu'il subit déterminent à la face ventrale de l'extrémité céphalique la formation d'une sorte de golfe ou d'enfoncement au fond duquel la membrane pharyngienne est placée. C'est la fossette buccale

encore appelée par BALFOUR le *stomodaeum* par comparaison avec l'invagination ectodermique de ce nom, qui, chez la plupart des Invertébrés, va au-

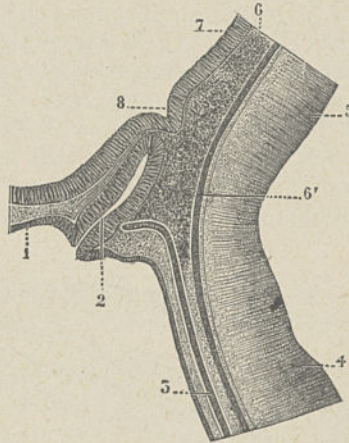


FIG. 27. — Coupe sagittale d'un embryon de Lapin de 12 millimètres de longueur (MIHALKOVICS).

1, ectoderme; — 2, invagination hypophysaire; — 3, chorde dorsale; — 4, plancher du cerveau postérieur; — 5, plancher du cerveau moyen; — 6, mésoderme de la base du crâne; — 6', artère basilaire; — 7, plancher du cerveau intermédiaire; — 8, infundibulum.

devant de l'entoderme pour former la bouche; mais ici il n'y a pas à proprement parler d'invagination, et l'apparence de celle-ci est donnée par la saillie des parties qui se forment autour de la membrane pharyngienne.

Chez les animaux dont nous venons de parler, la fossette buccale est très

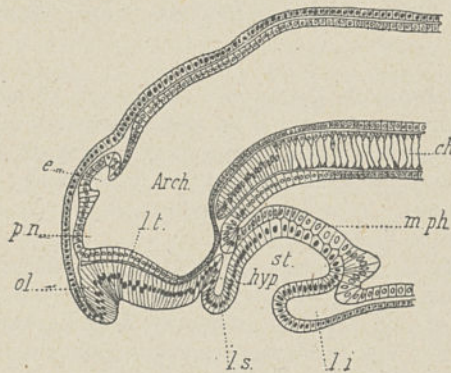


FIG. 28. — Coupe sagittale de l'extrémité céphalique d'un embryon d'Ammocète long de 3 millimètres (KUPFFER).

Arch., archencéphale; — ch., chorde; — e., épiphyse; — hyp., hypophyse; — l.i., lèvre inférieure; — l.s., lèvre supérieure; — l.t., lame terminale; — ol., épithélium olfactif; — m.ph., membrane pharyngienne; — p.n., processus neuroporique; — st., stomodaeum.

profonde et la membrane pharyngienne très reculée, chez d'autres (Téléostéens, Amphibiens Anoures et Urodèles) la fossette est à peine marquée et la

membrane pharyngienne affleure la surface ventrale de l'extrémité céphalique (fig. 26).

La fossette buccale présente bientôt la première ébauche d'un organe important, l'hypophyse. Chez les animaux à stomodaeum profond et à grande courbure céphalique l'hypophyse naît sous la forme d'une invagination en doigt de gant qui, partie de la voûte de la fossette, en avant de la membrane pharyngienne, se dirige vers un prolongement du cerveau antérieur, l'infundibulum. Chez les animaux à fossette buccale peu marquée et à membrane pharyngienne superficielle elle se forme d'une tout autre façon. L'ectoderme qui possède deux couches distinctes, l'une superficielle ou de recouvrement, l'autre profonde ou nerveuse, prolifère un prolongement plein de cette dernière qui se dirige en arrière pour aller se placer au niveau de l'infundibulum. Il en est ainsi chez les

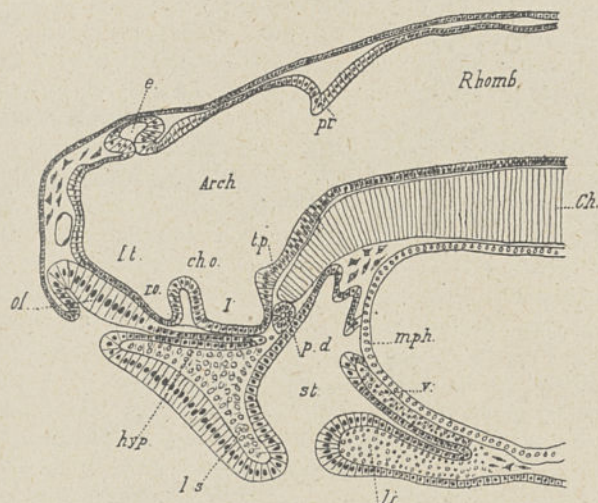


FIG. 29. — Coupe sagittale de l'extrémité céphalique d'un embryon d'Ammocète long de 4 millimètres (KUPFFER).

Mêmes lettres qu'à la figure précédente, en outre : *ch. o.*, bourrelet du chiasma optique; — *I*, infundibulum; — *p. d.*, intestin préoral; — *p. r.*, pli rhombo-mésencéphalique; — *Rhomb.*, rhombencéphale; — *r. o.*, récessus optique; — *t. p.*, tubercule postérieur; — *c.*, voile.

Téléostomes, et chez les Amphibiens Anoures et Urodèles. L'hypophyse se détache ensuite de l'ectoderme pour former une masse glandulaire placée à la base du cerveau. On verra plus loin ce qu'elle devient.

Le bord dorsal de la bouche et l'appareil olfactif vont se constituer dans la partie du stomodaeum placée en avant de la membrane pharyngienne; mais le développement de ces parties est assez différent suivant que l'on s'adresse aux Vertébrés sans mâchoires ou bien aux Gnathostomes, nous commencerons par les premiers.

Chez les Cyclostomes l'extrémité céphalique est mousse; elle est formée par le cerveau antérieur, au-dessous et en arrière duquel l'intestin préoral se prolonge. Plus tard on distingue sur cette extrémité et dans le plan sagittal deux dépressions ectodermiques : l'une antérieure est la fossette naso-hypophysaire, l'autre postérieure la fossette buccale (fig. 28). La fossette naso-hypophysaire est constituée par des cellules cylindriques hautes, surtout

dans sa partie antérieure au niveau de laquelle existe une dépression répondant à l'invagination olfactive proprement dite; dans sa partie postérieure les cellules plus basses forment un cul-de-sac profond dirigé en arrière vers l'intestin préoral, c'est l'hypophyse. La fossette buccale est bien marquée; elle est séparée de l'hypophyse par une lèvre saillante qui est le rudiment de toute la portion dorsale de la face. Un peu plus tard, en effet (fig. 29), la courbure générale de l'extrémité céphalique s'est redressée, la fossette naso-hypophysaire a été

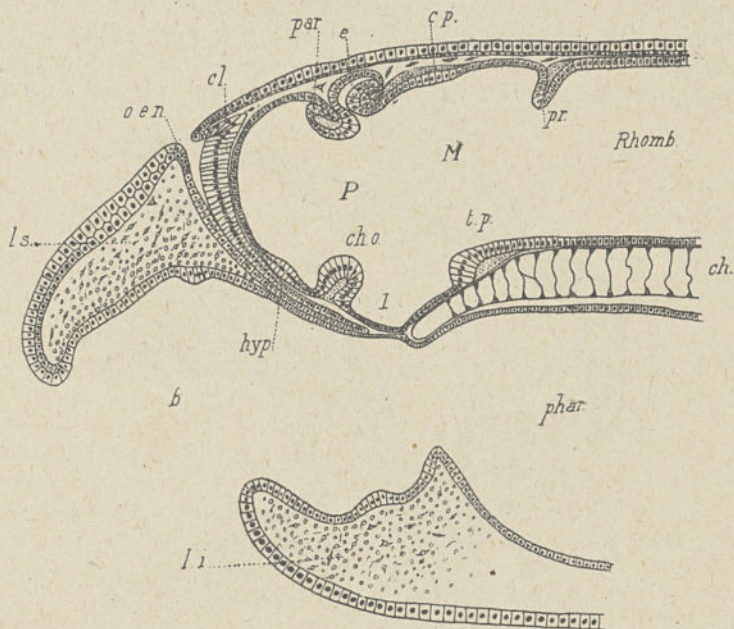


FIG. 30. — Coupe sagittale de l'extrémité céphalique d'un embryon d'Ammocète long de 6 millimètres (KUPFFER).

Mêmes lettres que dans les figures 28 et 29; en outre : *b.*, bouche; — *c. p.*, commissure postérieure; — *o. e. n.*, orifice externe du nez; — *P.*, proscéphale; — *M.*, mésencéphale; — *par.*, paraphyse; — *phar.*, pharynx.

reportée en haut surtout dans sa portion nasale; sa portion hypophysaire forme un long canal, la lèvre interposée entre elle et la fossette buccale s'est beaucoup développée. D'autre part, on distingue dans la membrane pharyngienne les bords épais tridermiques, et un centre déjà réduit à une seule lame épithéliale. Enfin (fig. 30), la lèvre orale dorsale a pris tout son développement, l'orifice nasal est reporté sur le côté dorsal, la face est constituée à peu près comme elle le restera chez l'adulte. Il y a lieu de remarquer que l'orifice nasal est situé sur la ligne médiane et qu'il est unique (*monorhinie*, HAECKEL). Il conduit dans un sac à la paroi caudale duquel se place l'organe olfactif proprement dit, et dont l'extrémité inférieure, répondant à l'invagination hypophysaire, a fourni d'une part la substance glandulaire de l'hypophyse qui s'est détachée de la tige et placée en arrière d'elle, d'autre part un sac large à parois contractiles, dont l'extrémité ventrale vient se placer sur la voûte de la cavité orale ou palais qu'elle ne traverse jamais. Chez les Myxinoïdes cette cavité

nasale s'ouvre dans le palais, d'où le nom d'Hyperotreta donné par J. MÜLLER à ces animaux.

La formation du bord dorsal de la bouche et de l'appareil olfactif s'opère chez les Gnathostomes d'une tout autre manière. On a vu qu'il existe chez eux une fossette buccale dont le bord dorsal est formé par la saillie de l'ectoderme recouvrant le cerveau antérieur. Cette saillie est plus ou moins marquée suivant le développement du cerveau et de la courbure cérébrale, mais elle existe toujours. Son bord buccal qui délimite le stomodaeum du côté dorsal est un point relativement fixe dans le développement, tandis que le cerveau antérieur qu'elle contenait primitivement subit des déplacements considérables et s'en écarte plus ou moins pendant les changements de forme qu'il subit. Ces changements sont surtout marqués chez les Sélaciens et chez les Amniotes. Chez ces animaux le cerveau antérieur se relève de façon à amener son plancher à peu près au niveau de celui du cerveau moyen, mais l'ectoderme ne le suit pas dans ce mouvement et il s'établit entre eux un espace qui se comble par une série de formations qui prennent naissance entre la voûte du stomodaeum et le plancher cérébral (base du crâne, cavités olfactives).

Chez les animaux à stomodaeum peu profond et à courbure céphalique peu marquée (Téléostéens, Amphibiens Anoures et Urodèles), l'écartement du cerveau et du bord du stomodaeum est beaucoup moins marqué, mais il se produit néanmoins chez eux au-devant du cerveau antérieur, une petite saillie limitée par l'ectoderme. Grande ou petite, cette saillie forme en définitive comme un bourgeon appendu à la face ventrale du cerveau antérieur, c'est le *bourgeon frontal* ou *fronto-nasal*. Ce bourgeon est mieux individualisé chez les Amniotes où il a été décrit tout d'abord, et où ses limites sont plus précises comme on le verra, mais il existe néanmoins chez tous les Gnathostomes. Sur les bords du bourgeon frontal se placent deux prolongements venus de l'arc mandibulaire et qui limitent latéralement le stomodaeum du côté dorsal. Ce sont les *prolongements maxillaires supérieurs* ou *bourgeons maxillaires*. Chez les Téléostéens et les Amphibiens, ces derniers se confondent en avant avec le bourgeon frontal sans qu'il soit possible de leur distinguer des limites. Aussi chez ces animaux l'ébauche de la face a la forme d'une saillie mousse et sans détails de surface; elle offre au contraire chez les Amniotes une forme plus compliquée à cause de certains reliefs très importants qui se dessinent à sa surface (bourgeons maxillaires supérieurs, bourrelets nasaux internes et externes). Sur la face ventrale du bourgeon frontal et de chaque côté de la ligne médiane se forment deux dépressions au niveau desquelles l'ectoderme, qui s'est épaissi pour donner l'épithélium olfactif en formant les *champs nasaux*, s'enfonce dans la profondeur. Ces dépressions constituent les *fossettes olfactives*. Leur développement doit être envisagé à part dans quelques groupes.

Chez les Poissons elles naissent à la face ventrale du bourgeon frontal et sont assez écartées l'une de l'autre. Leurs bords sont bien marqués sur la voûte du stomodaeum et elles n'ont pas de tendance à se prolonger du côté de la membrane pharyngienne. Sur leurs bords médial et latéral naissent deux petites saillies superficielles qui se dirigent l'une vers l'autre comme si elles voulaient s'unir et que l'on peut appeler : la médiale, *prolongement ou bourgeon nasal interne*, la latérale, *prolongement ou bourgeon nasal externe*. Chez les Téléostéens, par le développement ultérieur les orifices des fossettes olfactives sont reportés sur la face dorsale de la tête, en arrière du bord de la bouche, avec lequel ils ne contractent aucun rapport; de plus les prolon-

gements nasaux s'unissent et subdivisent l'ouverture externe de la fossette olfactive en deux orifices secondaires séparés par un pont plus ou moins large et dont l'un sert à l'entrée, l'autre à la sortie de l'eau, dont le renouvellement aurait été fort difficile si le cul-de-sac olfactif n'avait communiqué

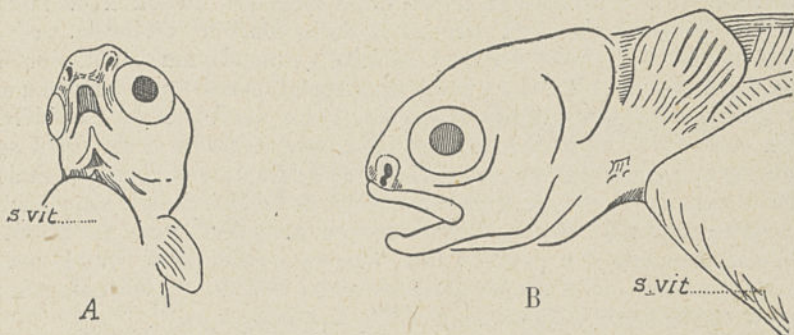


FIG. 31. — Têtes d'embryon de Truite, pour montrer les organes olfactifs, d'après His.
A, embryon de 12 millimètres, vu par la face ventrale. L'orifice nasal est situé à la face ventrale de la tête. — B, embryon de 20 millimètres vu de profil. L'orifice nasal est reporté sur le côté dorsal et commence à se diviser en deux. — *s. vit.*, sac vitellin.

avec l'extérieur que par un orifice unique. On verra plus loin comment les choses se disposent chez les Sélaciens.

Chez les Amphibiens, Anoures et Urodèles la disposition est à peu près la même que chez les Téléostéens; l'orifice des fossettes olfactives reste simple, mais le cul-de-sac formé par la fossette vient s'accoler à la voûte de la cavité buccale, la substance qui les sépare se résorbe et disparaît et le sac olfactif s'ouvre enfin dans la bouche en arrière de son bord dorsal, par un orifice nouveau, l'orifice postérieur des fosses nasales ou *choane*. Cette perforation se fait en arrière de la membrane pharyngienne, par suite les choanes tombent dans le domaine de l'entoderme, ce qui est un fait unique chez les Vertébrés.

La formation d'un orifice postérieur des fosses nasales est en rapport avec l'établissement de la respiration aérienne; elle permet en effet l'entrée directe de l'air dans le tube digestif et par suite dans les poumons qui en dépendent, tout en laissant l'orifice buccal réservé à d'autres fonctions. Dès ce moment les fosses nasales comprennent deux parties : une partie olfactive et une partie respiratoire (voy. II^e partie, chap. IV, p. 373).

Chez les Amniotes, le pourtour de la fossette buccale et le bourgeon frontal qui en fait partie offrent des dispositions spéciales. Sur la ligne médiane existe un large lobe descendant du front et qui forme le bord supérieur de la bouche. Il est limité en dehors de chaque côté par la fossette olfactive et par une gouttière qui prolonge cette dernière en arrière jusque sur le bord du stomodaeum, la *gouttière nasale*. L'autre bord de la gouttière nasale est formé par l'extrémité antérieure du prolongement maxillaire supérieur qui est ici bien net, car il est aussi limité en dessus par un sillon qui part de l'angle interne de l'œil et se dirige sur la gouttière nasale, le *sillon lacrymal*. Au-dessus du sillon lacrymal le bord externe de la fossette olfactive est formé par une lame de substance, sorte d'appendice latéral du bourgeon frontal, compris entre la fossette olfactive, la gouttière lacrymale et la partie interne de l'œil, et qui a été appelé

par certains auteurs *prolongement frontal externe* par opposition au bord interne de la gouttière nasale désigné sous le nom de *prolongement frontal interne*. On peut avec K. PETER, appeler *bourgeon frontal* (processus frontalis) l'ensemble de ces lobes (le lobe médian limité par les prolongements frontaux internes et les prolongements frontaux externes) et réserver le nom de bourrelets nasaux internes et externes aux bords médial et latéral de la fossette olfactive qui deviennent bientôt saillants et qui passent seuls dans la constitution du nez, tandis que le prolongement frontal interne est employé à la formation de la lèvre et du bord de la bouche. Lorsque la face est ainsi constituée, les fossettes olfactives se prolongent donc jusque sur la voûte du stomodaeum par les gouttières nasales. Bientôt ces gouttières se ferment et se transforment en canal par l'accroissement du prolongement

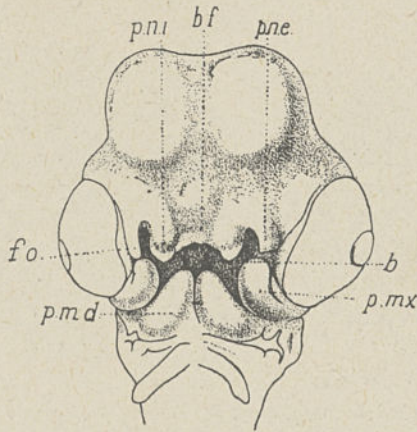


FIG. 32. — Tête d'un embryon de Poulet de six jours vue de face (MATHIAS DUVAL).

b., bouche; — b. f., bourgeon frontal; — p. md., prolongement mandibulaire; — p. mx., prolongement maxillaire supérieur; — p. n. e., prolongement nasal externe; — p. n. i., prolongement nasal interne.

maxillaire supérieur qui passe au-devant d'elles à la manière d'un pont et vient se souder au prolongement frontal interne. Il est probable que le pont de substance ainsi formé (*palais primitif* de DURSÏ) n'est pas produit exclusivement par le prolongement maxillaire supérieur, mais aussi par les bourrelets nasaux qui s'unissent en dessous de la fossette olfactive, car HIS a observé un embryon humain monstrueux avec une lèvre et un palais fendus, mais une narine fermée en dessous.

La formation du palais primitif détermine à la fois l'achèvement du bord antérieur de la bouche, jusque-là interrompu par les gouttières nasales, et celle des orifices internes des fosses nasales, les choanes primitifs placés derrière lui dans la voûte buccale.

Les choanes primitifs appelés encore par DURSÏ les *fentes palatines primitives* à cause de leur forme allongée et de leur situation dans la voûte buccale, sont donc d'abord placés très en avant comme chez les Amphibiens, et les voies aériennes et digestives sont confondues dans la bouche. Il se produit ensuite une séparation de ces cavités par la formation du palais secondaire

ou définitif. Des lames horizontales, *lames palatines* de DURSÏ, naissent du prolongement maxillaire supérieur et se portent l'une vers l'autre en dedans, pour finir par se souder sur la ligne médiane. Leur soudure n'est pas rapide et précoce mais assez lente, et elles laissent longtemps entre elles, dans la voûte de la cavité buccale, une fissure longitudinale assez grande (*fente palatine secondaire*, DURSÏ), puis elles s'unissent entre elles sur la plus grande partie de leur étendue en formant le palais. Pendant ce temps, la substance de la base du crâne interposée aux deux fossettes olfactives s'est accrue dans le sens sagittal et forme la cloison des fosses nasales qui se soude au palais définitif et détermine la séparation complète des fosses nasales droite et gauche. En avant les lames palatines ne se soudent pas sur la ligne médiane; l'extrémité antérieure du septum s'interpose à elles et se soude à leur bord interne. Cette soudure, qui porte d'abord seulement sur l'épithélium comme d'ailleurs

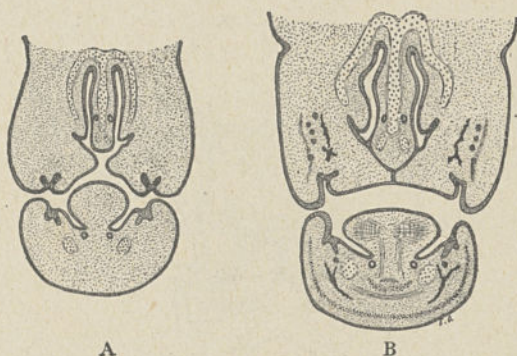


FIG. 33. — Section frontale de la face passant par l'organe de Jacobson, (A) sur un fœtus humain de 29 millimètres, et (B) sur un fœtus humain de 37 millimètres (gr. 5/1), d'après TOURNEUX.

Les lames palatines encore séparées sur le fœtus de 29 millimètres sont soudées sur celui de 37 millimètres.

dans le reste du palais, devient ensuite mésodermique après disparition de l'épithélium; toutefois il reste de chaque côté un cordon épithélial qui n'est pas remplacé par du mésoderme, se creuse plus tard d'une lumière et donne le canal de Stenson, qui fait communiquer la cavité des fosses nasales avec la bouche. Ce canal est en rapport avec l'organe de Jacobson, organe sensoriel placé sur la paroi médiale des fossettes olfactives dont il semble être une simple différenciation. L'organe de Jacobson est formé par un petit diverticule tapissé par un épithélium sensoriel qui reçoit une branche du nerf olfactif. Ce diverticule est placé dans la paroi de la cloison des fosses nasales et il communique avec la cavité buccale par le canal précité. Il existe chez tous les Amniotes, mais est plus particulièrement développé chez les Mammifères, sauf chez l'Homme et les Primates supérieurs où il est rudimentaire ainsi que le canal conduisant dans la bouche.

La formation du palais a reporté fort en arrière l'orifice postérieur des fosses nasales qui s'ouvre maintenant dans la portion entodermique du canal alimentaire. Ce recul des choanes est porté à son maximum chez les Mammifères qui mâchent leurs aliments et les maintiennent un certain temps dans leur cavité buccale avant de les avaler. Il est beaucoup moins marqué et les choanes

s'ouvrent plus ou moins largement sur la voûte buccale chez les Sauropsidés qui avalent immédiatement leur proie.

Telle est la description classique de la formation de la face chez les Amniotes. Elle doit être un peu modifiée pour les Mammifères. HOCHSTETTER et KEIBEL ont montré qu'il n'y a pas chez ces derniers de gouttière nasale. Le choane primitif ne se forme donc pas par recouvrement de cette gouttière mais bien par un tout autre procédé. La fossette olfactive primitive vient buter par son fond contre la voûte du stomodaeum et ces deux cavités (buccale et nasale) ne sont séparées que par une membrane mince, la *membrane bucco-nasale* de HOCHSTETTER qui se perfore à un moment donné. Le choane primitif est donc placé d'emblée derrière le palais primitif formé par le prolongement frontal interne et par le prolongement maxillaire supérieur dont l'union précède son ouverture dans la bouche. Il est très possible d'ailleurs, comme le fait remarquer

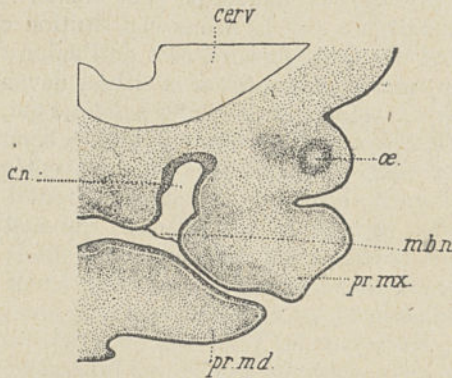


FIG. 34. — Coupe frontale de la tête d'un embryon humain du deuxième mois pour montrer la membrane naso-buccale (K. PETER).

c. n., cavité nasale; — cerv., cerveau; — m. b. n., membrane naso-buccale; — œ., œil; pr. md., processus mandibulaire; — pr. mx., processus maxillaire supérieur.

KEIBEL, que ce mode de développement soit secondaire, tandis que le mode décrit ci-dessus serait primitif.

Quoi qu'il en soit, cette ontogénie particulière des Mammifères doit être retenue, elle indique qu'il ne faut pas accorder à ces différents bourgeons de la face autant d'importance qu'on l'a fait autrefois. Ce sont surtout des ondulations de la surface bien plus que des pièces autonomes et distinctes. Le prolongement maxillaire supérieur comparé à une portion d'arc viscéral, élevé même par certains à la dignité d'arc indépendant, ne peut être considéré comme tel sans de sérieuses réserves. Chez les Sélaciens le premier arc viscéral fournit bien le prolongement maxillaire supérieur et son cartilage se subdivise en deux parties attribuées l'une au prolongement maxillaire supérieur, l'autre à l'arc mandibulaire lui-même, mais chez les Mammifères le squelette qui se développe dans le bourgeon maxillaire supérieur n'a rien à faire avec celui du premier arc qui reste tout entier dans le prolongement de celui-ci et se continue, dorsalement à la mandibule, dans une série de pièces craniennes, le marteau et l'enclume. Il y a donc en quelque sorte disjonction entre le squelette et les parties molles de cette prétendue portion d'arc viscéral et il est fort probable que celle-ci ne présente en réalité qu'une analogie superficielle.

cielle avec un arc. Ceci n'implique pas d'ailleurs la négation d'arcs viscéraux en avant de la bouche et il est parfaitement possible, comme le demandent certaines théories, que le bord cranial de celle-ci soit bien formé par un arc ou une portion d'arc, comme c'est le cas chez les Sélaciens, mais le prolongement maxillaire supérieur des Amniotes et en particulier celui des Mammifères est très éloigné de représenter purement et simplement une portion d'arc branchial; ses ressemblances avec un arc sont purement superficielles.

Pour résumer ce qui vient d'être dit on peut remarquer que le bord supérieur de la bouche n'est pas entièrement comparable chez tous les Vertébrés et, sans prétendre épuiser la question de ses homologues qui est loin d'être vidée, on peut rappeler ici les idées de HIS, qui mettent en lumière d'une manière saisissante les principales variétés qu'il peut présenter. Tenant compte de la situation des fossettes olfactives par rapport au bord rostral de la bouche, HIS a fait remarquer que ce dernier, auquel on peut donner le nom de lèvre dans le sens large de ce mot, n'a pas la même constitution chez tous les Vertébrés. HIS distingue : 1^o les *lèvres faciales*, nées de l'union du bourgeon frontal avec le prolongement maxillaire supérieur et situées devant les choanes primitifs, ce sont celles des Amniotes ; 2^o les *lèvres palatines* qui, n'ayant aucun rapport avec les fosses nasales, peuvent être considérées comme plus postérieures que les précédentes. Elles se subdivisent en deux catégories : la lèvre des Poissons osseux à laquelle contribue le bourgeon frontal sans qu'il se forme derrière lui de choane, et la lèvre des Sélaciens qui naît en arrière des fossettes olfactives sans participation du bourgeon frontal ; 3^o la *lèvre pharyngienne* des Cyclostomes, chez lesquels le bord cranial naît tout entier derrière l'hypophyse, immédiatement en avant de la membrane pharyngienne.

Dans ce tableau, HIS sépare les Téléostéens des Sélaciens parce que les premiers auraient un bourgeon frontal tandis que les seconds n'en posséderaient pas. Pour admettre cette différence HIS se basait sur la présence chez les Téléostéens d'un os intermaxillaire qui manque aux Sélaciens. Mais comme l'a fait remarquer KEIBEL il ne faut pas conclure d'un os à un bourgeon, et en réalité Téléostéens et Sélaciens ont bien, comme il a été dit plus haut, un bourgeon frontal; de plus KEIBEL considère les Sélaciens comme pouvant fournir un point de départ pour les dispositions réalisées chez les animaux à respiration aérienne. Leurs fossettes olfactives naissent en effet, chez la plupart, très loin en avant de la lèvre supérieure et sans aucun rapport avec elle, mais chez certains d'entre eux, et notamment chez les Raies, le bord médial de la fossette nasale envoie un prolongement homologue du prolongement nasal interne qui se développe comme une valvule à la fois vers le bord latéral de la fossette olfactive et vers la lèvre supérieure. Sous cette valvule la cavité nasale s'étend et se prolonge vers le bord de la bouche avec lequel les lobes nasaux ainsi formés finissent par entrer en rapport, de telle façon qu'il est bien difficile de ne pas considérer le bord inférieur du prolongement nasal médian comme le bord dorsal de la bouche et par suite comme représentant la lèvre supérieure. Dès lors les Sélaciens auraient des gouttières nasales et des choanes primitifs, comme les Amniotes, mais ces choanes sont situés en avant et en dehors de l'arcade dentaire. L'état offert par les Amniotes dérive de transformations ultérieures, dans lesquelles les dents se seraient déplacées pour se porter sur le nouveau bord buccal ainsi formé.

Le bord antérieur de la bouche dont on vient de voir les rapports avec la cavité nasale est, chez la plupart des Vertébrés, formé par un bourrelet unique

non divisible en lèvre et en mâchoire. A diverses reprises cependant des replis purement muqueux se distinguent au-devant de l'arc osseux et forment une sorte de lèvre (certains Téléostéens, Dipneustes, etc.), mais chez les Mammifères seuls la lèvre se libère entièrement du squelette buccal et acquiert des muscles propres, lui donnant une grande mobilité. Cette séparation est obtenue par l'évolution d'une lame épithéliale qui, partie de la surface libre

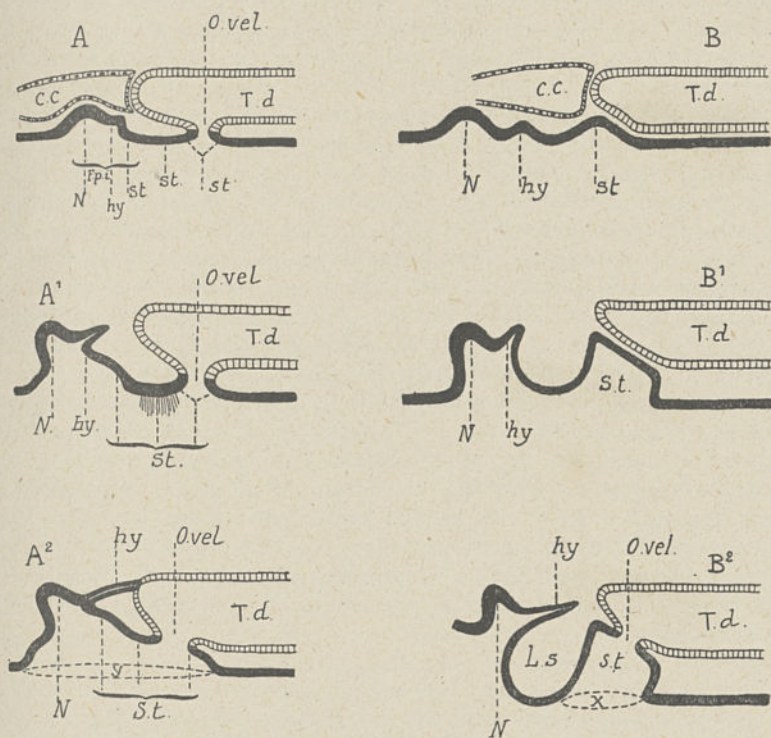


FIG. 35. — Comparaison du développement des organes buccaux chez l'Amphioxus et chez l'Ammocète (schématisique), d'après R. LEGRAS.

A, A', A², trois stades successifs chez l'Amphioxus. — B, B', B², trois stades successifs chez l'Ammocète.

c. c., cavité du rostre chez l'Amphioxus, poche entodermique-préorale de l'Ammocète; — F. p. i., fossette préorale de l'Amphioxus = fosse olfactive-hypophysaire (N + hy) de l'Ammocète plus une portion stomodaeale (st). — Hy., hypophyse = néphridium de l'Amphioxus; — N., fossette olfactive; — Ls., lèvre supérieure; — O. vel., orifice du velum; — St., stomodaeum; — T. d., tube digestif; — x, fente buccale définitive de l'Ammocète; — y, fente buccale définitive de l'Amphioxus.

des lèvres primitives, s'enfonce verticalement dans leur épaisseur en formant une sorte de mur parallèle à leur surface externe. Ce mur se clive ensuite en deux parties en libérant la lèvre proprement dite de la gencive qui porte les dents.

La bouche de l'Amphioxus est une fossette ovale située à la face ventrale du rostre et bordée de prolongements tégumentaires fins, les cirrhes. Elle est allongée dans le plan sagittal, et ne présente pas de bords analogues à la lèvre

supérieure et à la lèvre inférieure des Craniotes. Son développement diffère aussi beaucoup de celui de la bouche des Craniotes. La bouche apparaît chez la larve comme une ouverture placée sur le côté gauche du corps et faisant communiquer avec l'extérieur l'intestin fermé en cul-de-sac en avant.

A cause de cette situation spéciale sur le côté, VAN WIJHE a comparé cette bouche à une fente branchiale, et en particulier à la première, c'est-à-dire à l'évent. La bouche larvaire de l'Amphioxus représente donc pour lui l'évent gauche des Sélaciens; la bouche définitive comprend en outre la fossette préorale dans laquelle passe la bouche larvaire ou trémastome. LEGROS interprète autrement les rapports de l'orifice oral de l'Amphioxus avec la bouche des Vertébrés. Pour lui la plaque ectodermique gauche dans laquelle va se percer la bouche est homologue à la plaque ectodermique impaire et médiane qui, chez l'Ammocète, donne naissance à la cavité naso-hypophysaire et au stomodaeum. Chez les Cyclostomes la fosse naso-hypophysaire et le stomodaeum se séparent de plus en plus l'un de l'autre par le développement de la lèvre interposée. Chez l'Amphioxus la fossette naso-hypophysaire forme avec la portion antérieure du stomodaeum une seule et même dépression, la fossette préorale. Cette dernière donne un diverticule antérieur, la fossette de Hatscheck, homologue de la fossette olfactive, et un diverticule postérieur, le néphridium de Hatscheck, qui, né de l'ectoderme, s'en sépare à un moment donné et vient s'ouvrir sur la voûte pharyngienne. Ce diverticule est homologue pour LEGROS de l'hypophyse et il y a un rapprochement évident entre la disposition de l'Amphioxus et celle de l'Ammocète. La comparaison de LEGROS est intéressante comme toutes celles qui s'efforcent de combler la distance qui existe entre l'Amphioxus et les Craniotes, mais les homologues des différents organes qui se rencontrent au voisinage de la bouche ou entrent dans sa constitution (néphridium de Hatscheck, fossette ciliée) n'étant pas encore parfaitement fixées, on ne peut considérer sa manière de voir comme définitive.

Il faut examiner maintenant la question de l'origine de la bouche et de ses rapports phylogéniques avec celle des Invertébrés. On peut d'abord se demander si la bouche des Vertébrés est homologue à celle de nombreux Invertébrés, c'est-à-dire si elle est formée directement par une invagination ectodermique, le stomodaeum, allant au-devant du cul-de-sac entodermique de l'intestin antérieur et s'ouvrant dans ce dernier. Le stomodaeum serait représenté par la dépression ectodermique de la fossette buccale. Mais diverses raisons parlent contre cette hypothèse; ce sont premièrement l'existence d'un intestin préoral en avant de la fossette buccale, secondement l'impossibilité de considérer la bouche actuelle des Vertébrés comme primitive si on admet leur origine annélide.

L'intestin préoral permet évidemment de supposer qu'il existait, chez les ancêtres des animaux qui le possèdent, un canal alimentaire plus long s'ouvrant plus en avant qu'il ne fait aujourd'hui, et cette hypothèse est fortifiée de tous les faits qui tendent à prouver l'existence d'arcs viscéraux en avant de la bouche, faits sur lesquels on reviendra plus loin.

D'autre part si les Vertébrés descendent d'un ancêtre annélide, la situation de leur tube digestif d'un seul côté du système nerveux central ne peut avoir été acquise que secondairement puisque chez toutes les Annélides le tube digestif traverse la chaîne nerveuse en arrière des ganglions sus-cœsopha-

giens, et comprend deux parties, une antérieure très courte, ventrale par rapport aux ganglions cérébroïdes, c'est l'œsophage; l'autre postérieure, très longue, dorsale par rapport à la chaîne nerveuse, c'est le reste du canal alimentaire. Il faut donc admettre que chez les ancêtres des Vertébrés l'œsophage primitif a dû s'atrophier progressivement tandis qu'un nouvel orifice antérieur se formait sur la face dorsale de l'intestin et devenait la bouche de l'animal. Pour s'adapter à la situation nouvelle qui lui était faite, et la bouche devant se trouver sur la face ventrale de l'animal, celui-ci se retournait sur sa face dorsale devenue ventrale désormais, de telle sorte que son système nerveux, ventral jusqu'alors, devenait dorsal.

Cette conception qui fait du Vertébré un Articulé retourné sur le dos n'est pas nouvelle; ET. GEOFFROY-SAINT-HILAIRE l'avait déjà formulée, et l'on connaît la dénomination familière « d'animaux bien pensants » appliquée aux Insectes aquatiques qui nagent sur le dos, mais il y a loin de cette première tentative d'explication aux développements magnifiques qu'elle a reçus de DOHRN. Comme ce sont les premières tentatives embryologiques faites pour établir l'histoire de la bouche des Vertébrés nous commencerons par elles. Dès 1875, dans son « *Ursprung der Wirbelthiere* », DOHRN formula nettement l'idée que la bouche actuelle des Vertébrés était une formation nouvelle, une acquisition secondaire, ou comme on dit maintenant un *néostome* par rapport à l'ancienne bouche, ou *paléostome*. Quelques années plus tard il s'efforça de prouver que le néostome était formé par la rencontre sur la ligne médiane de deux fentes viscérales d'une même paire qui, contrairement à la règle générale pour les autres fentes, arrivaient à se rejoindre l'une et l'autre sur le milieu du corps. Cette hypothèse était appuyée sur le fait que, chez les Téléostéens observés par lui, la perforation de la bouche s'effectue excentriquement, c'est-à-dire débute par les côtés pour gagner progressivement le centre qu'elle atteint en dernier lieu. Malgré tout ce qui est en faveur de la théorie annélidienne de l'origine des Vertébrés, il n'est pas certain que la bouche actuelle soit formée par la confluence de deux fentes branchiales et qu'elle soit un néostome. Le fait que les fentes viscérales sont toujours écartées de la ligne médiane ventrale, comme on le montrera dans l'article suivant, s'oppose à cette hypothèse. En outre, il se peut très bien, comme l'ont admis GEGENBAUR et BALFOUR, que les rapports entre l'intestin et le névraxe aient été dès le début ce qu'ils sont, et qu'il n'y ait pas lieu de chercher un point de perforation du névraxe par le tube digestif.

Cette perforation du névraxe avait paru à KÖLLIKER (1879) et à OWEN (1883) être représentée dans le cours du développement par l'hypophyse et l'épiphysse qui, mises en ligne, constituent effectivement comme une sorte de trajet intra-cérébral; les données ultérieures sur la nature de l'épiphysse ont entièrement renversé cette hypothèse.

Mais si l'épiphysse ne peut plus être considérée comme un reste de canal intestinal traversant le cerveau, l'hypophyse représente cependant pour divers auteurs un reste du paléostome. BEARD considère l'hypophyse comme un tube qui, parti de l'ectoderme, venait s'ouvrir dans l'intestin préoral et formait l'orifice d'ingestion primitif, le *paléostome*. Ensuite, ventralement, se créait un nouvel orifice, la bouche actuelle. Les Myxinoïdes seuls, qui possèdent avec une bouche ventrale un canal hypophysaire ouvert dans la voûte du pharynx, offrent encore actuellement à la fois un néostome et le paléostome. Tous les autres Vertébrés n'ont plus que le néostome.

KUPFFER a étendu et fortifié cette conception de BEARD qu'il a transformée à certains égards et rendue entièrement sienne. Il admet que l'hypophyse était formée de deux parties, l'une ectodermique venue de la peau et l'autre entodermique, dérivée de l'intestin préoral, qui se réunissaient entre elles en formant un canal conduisant dans la cavité alimentaire (fig. 36). Ce canal représente le paléostome; la bouche actuelle creusée dans la membrane pharyngienne est une acquisition secondaire. A la suite de la formation du néostome, le paléostome s'est séparé en deux parties : l'une postérieure entodermique formant l'intestin préoral des embryons actuels, l'autre antérieure ectodermique donnant l'hypophyse, organe rudimentaire témoignant simplement par sa présence des conditions anciennes. Le paléostome des Vertébrés correspondait

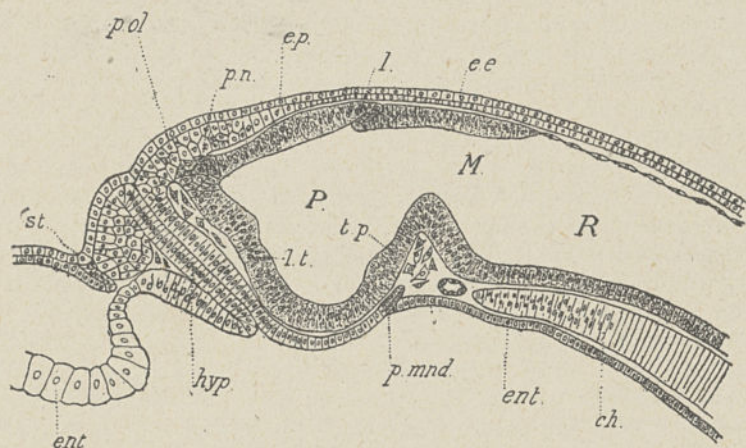


FIG. 36. — Coupe sagittale de la tête d'un embryon d'Acipenser pour montrer l'ouverture de l'hypophyse dans la cavité entodermique (KUPFFER).

ch., chorde; — e., épiphyse; — e. e., couche externe de l'ectoderme; — ent., entoderme; — e. p., couche profonde de l'ectoderme; — ent., entoderme; — e. p., couche profonde de l'ectoderme; — hyp., hypophyse; — l. t., lame terminale; — p. mnd., cavité prémandibulaire; — p. n., processus neuroporique; — p. ol., placode olfactif; — P., prosencéphale; — M., mésencéphale; — R., rhombencéphale; — st., stomodaeum; — t. p., tubercule postérieur.

exactement à la bouche des Ascidies, qui ne possèdent aucun orifice comparable au néostome des Vertébrés.

Cette séduisante théorie a été fortement battue en brèche par les doutes qui se sont élevés sur la communication entre l'hypophyse et l'entoderme et par les connaissances acquises sur l'hypophyse adulte. Cette dernière n'est aucunement un organe rudimentaire, mais une glande dont le rôle, bien que mal connu, ne cesse pas de paraître fort important (BELA HALLER). D'autre part l'assimilation de l'hypophyse avec le canal naso-palatin des Myxinoïdes ne va pas sans comporter de sérieuses réserves, et le soutien apporté à la théorie du néostome par la constitution des Myxinoïdes peut être mis en question.

Il reste donc en définitive, comme le dit GÖPPERT, que la nécessité de considérer la bouche actuelle des Vertébrés comme une formation nouvelle ne s'impose pas absolument, et qu'elle peut bien représenter la bouche ancestrale, mais que la présence d'un intestin préoral et d'autres faits que l'on verra plus

loin montrent les changements considérables dont cette région a été le siège et obligent à regarder la question de la morphologie de cet organe comme encore peu avancée.

Quelle est la valeur morphologique de l'organe olfactif, c'est-à-dire de quel organe plus simple ou plus ancien peut-on le faire dériver, ou encore de quelles parties fondamentales de l'organisme peut-on le rapprocher? Les réponses sont un peu différentes suivant les auteurs. Certains à la suite de DOHRN considèrent les fossettes olfactives comme des formations branchiales. Elles représenteraient les sillons ectodermiques, devenus très profonds, d'une paire de fentes branchiales disparues, et l'épithélium sensoriel qu'elles renferment ne serait qu'une modification des organes sensoriels que BEARD, FRORIEP, KUPFFER et d'autres ont décrits dans chaque fente branchiale.

KUPFFER ne regarde pas les fossettes olfactives comme des formations

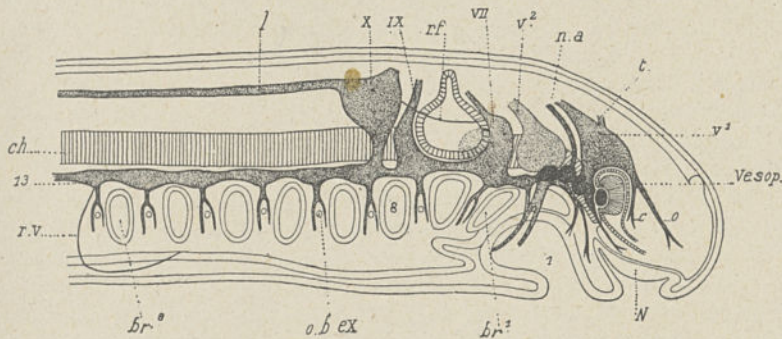


FIG. 37. — Les ébauches nerveuses (placodes) de la tête d'un embryon d'Ammocète long de 4 millimètres (KUPFFER).

V^1 , premier ganglion principal de la cinquième paire; — V^2 , deuxième ganglion principal de la même paire; — VII, ganglions de la septième paire; — IX, ganglion de la neuvième paire; — X, ganglion de la dixième paire.

1..., 8..., 13, premier, huitième, treizième ganglions de la série épibranchiale.

br^1 ..., br^8 , première et huitième poches branchiales; — c., nerf ciliaire; — ch., chorde; — l., rameau latéral du vague; — N., fossette naso-hypophysaire; — n. a., nerf abducens (sixième paire); — o., nerf ophtalmique; — r. f., rameau récurrent du facial; — r. v., rameau récurrent du vague; — t., nerf trochléaire; — ves. op., vésicule optique.

branchiales, mais comme des organes sensoriels dérivés d'épaississements ectodermiques qui sont la première ébauche de tous les organes des sens et qu'il appelle des *placodes*. Ces placodes forment de chaque côté de la tête deux rangées, qui se rencontrent dans le pourtour du neuropore antérieur. L'une, dorso-latérale, comprend d'arrière en avant la série des ganglions du vague, du facial avec la vésicule auditive, du trijumeau et l'organe olfactif; l'autre, ventrale ou épibranchiale, comprend les organes sensoriels des fentes branchiales pour se terminer par l'ébauche du cristallin en avant. L'organe olfactif est comparable à un organe sensoriel branchial pour BEARD; il formerait au contraire pour KUPFFER l'élément terminal de la série dorsale, du moins chez les Amphirrhiniens où il est pair. Mais cet état n'est pas primitif et l'organe olfactif des Amphirrhiniens est précédé par un organe impair. Cet

état primitif est représenté chez l'Amphioxus. Chez ce dernier le neuropore antérieur reste ouvert pendant longtemps; il communique avec l'extérieur par une petite fossette ciliée impaire découverte par KÖLLIKER en 1843. Cette fossette est rejetée du côté gauche par la formation de la carène dorsale appelée bien improprement nageoire dorsale. A un moment donné, elle se ferme parce que le neuropore se ferme lui-même à la fin de la métamorphose (KUPFFER). On a considéré cette fossette comme représentant l'appareil olfactif et on a regardé comme essentiels les rapports qu'elle présente avec le neuropore. VAN WIJHE admit (1886) que l'organe olfactif naît du neuropore antérieur et le considère comme l'organe sensoriel chargé de contrôler l'eau entrant dans le canal médullaire. Les dispositions observées chez les Vertébrés dérivent de la monorhinie de l'Amphioxus.

KUPFFER a donné une grande ampleur à cette hypothèse de la monorhinie primitive; pour lui, l'Amphioxus est un monorhinien pur; Petromyzon est d'abord monorhinien, la placode olfactive formée au dernier point d'union entre l'ectoderme et le névraxe (neuropore antérieur) est impaire, plus tard il se forme latéralement à elle deux nouvelles placodes auxquelles aboutissent les nerfs olfactifs et l'amphirhinie est ainsi secondairement créée. Chez les Gnathostomes il existe aussi un stade monorhinien représenté par l'union, quelque temps persistante, entre l'ectoderme et le névraxe au niveau du neuropore, mais l'amphirhinie apparaît bientôt et elle est parfaite parce que la placode impaire ne participe plus du tout à la formation de l'appareil olfactif.

Cette séduisante théorie de KUPFFER est passible de plusieurs objections. D'abord il n'est pas certain que la fossette ciliée de l'Amphioxus soit un organe olfactif et cet animal semble manquer de celui-ci comme il manque aussi d'œil et d'oreille (K. PETER). Ensuite la monorhinie des Cyclostomes ne paraît avoir aucun rapport avec celle de l'Amphioxus eu égard au neuropore, car la plaque olfactive impaire qui forme le champ olfactif et le constitue seul — les plaques paires de KUPFFER n'ont pas été retrouvées — n'est pas du tout liée au neuropore et ne se forme qu'après la séparation et la disparition de ce dernier (LUBOSCH). Enfin l'épaississement que l'on rencontre chez beaucoup de Vertébrés au niveau du neuropore ne concorde pas chronologiquement avec l'apparition des champs nasaux pairs et n'a pas les caractères d'une placode sensorielle, il n'a donc rien à faire avec l'organe olfactif (K. PETER).

Au contraire, la dualité initiale des nerfs olfactifs des Cyclostomes fait penser que ces animaux dérivent d'Amphirhiniens; l'imparité de leur épithélium olfactif est secondaire et liée à la structure singulière de leur sac nasal qui est sans doute elle-même en rapport avec leur parasitisme.

En somme, on peut avec KARL PETER comparer l'appareil olfactif à l'oreille interne et au cristallin; il entraîne avec lui une partie du cerveau, le lobe olfactif, comme le cristallin entraîne la rétine (BURCKHARDT).

BIBLIOGRAPHIE

- A. DOHRN. *Der Ursprung der Wirbelthiere*, etc. Leipzig, 1875. — LE MÊME. *Studien z. Urgesch.* etc. St. III. Mittheil. zool. Stat. z. Neapel, Bd IV, 1882. — VAN WIJHE. *Ueber die Kopfsegmente*, etc. Zoolog. Anzeiger, Bd IX, 1886. — HOCHSTETTER. *Ueber die Bild. d. inn. Nasengänge*, etc. Verhandl. Anatom. Gesellsch. 1891. — W. HIS. *Die Entwick. d. mensch. und thier. Physiognomien*. Arch. f. Anat. und Entwick. 1892. — C. VON KUPFFER. *Studien zur vergleich. Entwick. d. Kopfes d. Cranioten* München, 1893-1900. — FR. KEIBEL. *Zur Entwick. und vergl. Anat. d. Nase*. Anat. Anzeig., Bd VIII. 1893. — R. LEGROS. *Dévelop. de la cavité buc-*

cale chez l'*Amphioxus*. Arch. d'Anatomie microsc., T. I, 1897, et T. II, 1898. — R. BURCKHARDT. *Die Einheit d. Sinnesorgane*, etc. Verhand. Internat. zoolog. Kongress, Berlin, 1901. — K. PETER. *Die Entwickel. d. Geruchsorgans*. in Handb. verg. u. exp. Entwick. Lehre. O. Hertwigs, Bd II, Th. 2, 1901. — E. GÖPPERT. *Die Entwick. des Mundes*, etc., in Hand. d. vergl. u. exp. Entwick. Lehre. O. Hertwigs, Bd II, Th. 1, 1902.

ARTICLE II. — LES ARCS VISCÉRAUX ET LEUR RÔLE TOPOGRAPHIQUE.

Les arcs viscéraux ont une grande importance morphologique. En effet, ils ne représentent pas simplement l'appareil respiratoire primitif des Vertébrés, mais ils fournissent en même temps les parties latérales de l'extrémité antérieure (tête et cou) et forment ainsi des régions bien déterminées du corps, pourvues d'une structure très spéciale. Leur squelette s'unit à celui de l'encéphale pour constituer le squelette de la tête, leurs nerfs joints à des nerfs rachidiens plus ou moins régressés donnent les nerfs craniens, leurs vaisseaux forment l'origine du système artériel à partir du cœur. Des organes leur sont annexés qui jouent un rôle important comme glandes vasculaires sanguines (thyroïde, thymus, etc.). Cette énumération suffit à faire voir que les arcs viscéraux sont des facteurs de premier ordre pour la constitution des Vertébrés, et cela justifie amplement la place importante qui leur est attribuée ici.

Les arcs viscéraux sont des bandes dorso-ventrales découpées dans les parois latérales de l'extrémité céphalique par la formation des fentes viscérales. Chacun d'eux consiste en une masse mésodermique centrale dérivée du mésoblaste céphalique ou préspinal et en un revêtement épithélial. Ce dernier a une double origine : sur le côté externe des arcs il est ectodermique, sur leurs faces craniale, caudale et médiale, il est formé par l'entoderme, comme cela est facile à voir lorsque les poches ne sont pas encore ouvertes. Lorsqu'elles le sont, l'entoderme et l'ectoderme se continuent l'un dans l'autre et leurs limites sont difficiles à tracer ; on verra plus loin les opinions émises par les auteurs à ce sujet.

L'étude des arcs et de la région branchiale sera faite d'abord chez les Ichthyopsidés, en commençant par sa description chez les Sélaciens, qui présentent un développement dilaté et tout à fait typique.

§ 1^{er}. — Arcs viscéraux et région branchiale chez les Ichthyopsidés.

A. *Sélaciens*. — Chez les Sélaciens, les arcs viscéraux sont des formations exclusivement latérales comme les fentes qui les individualisent. Ils s'arrêtent dorsalement au niveau d'un plan frontal passant par la chorde, ventralement sur les côtés du coelome ou de la cavité péricardique, et ne s'unissent point par paires, comme on l'a pensé, sur la ligne médiane ventrale. Leur hauteur est déterminée par celle des fentes et celles-ci sont très étendues parce que les poches auxquelles elles succèdent s'étalent largement à la périphérie dans le sens dorso-ventral. Le fond de chaque poche en contact avec l'ectoderme se développe en-dessus et en-dessous de sa partie moyenne ouverte dans le pharynx, de telle manière que la poche constitue un diverticule latéral du pharynx en forme de fer de hache, avec le tranchant tourné à la périphérie. Ce diverticule se glisse entre les arcs et les sépare nettement les uns des autres. Il s'étend aussi sur toute leur épaisseur et s'approche en dehors jusqu'au niveau de la surface

du corps en s'accolant à l'ectoderme pour former la membrane obturante; il n'y a pas de sillon branchial externe. Lorsque la membrane obturante s'est détruite, la fente est ouverte.

Dans un embryon jeune de Sélacien (Torpille de 8 mm.), les arcs ont la forme représentée dans la fig. 38. Le premier limite en arrière la fossette buccale et semble se prolonger du côté ventral jusque sur la ligne médiane où il paraît s'unir à celui de la moitié opposée; les suivants ont la forme de bandes dorso-ventrales séparées les unes des autres par les fentes viscérales et qui s'étendent exclusivement sur les parois latérales de l'extrémité céphalique, sans atteindre la paroi ventrale de cette dernière. Les arcs ne sont pas parallèles entre eux, ni perpendiculaires au plan horizontal du corps, mais ils sont plus ou moins obliques par rapport à ce dernier, et comme leurs extrémités dorsales sont un peu plus larges, leurs extrémités ventrales convergent toutes

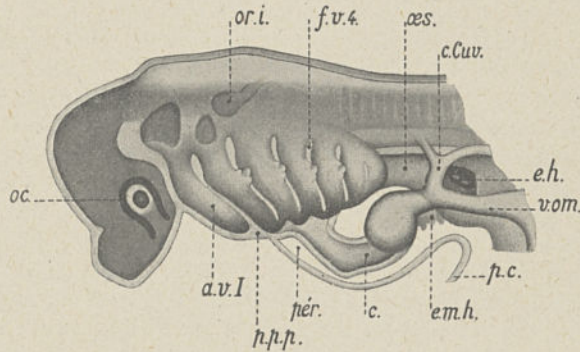


FIG. 38. — Embryon de Torpille au stade K, vu par transparence.

œ. v. I., 1^{er} arc viscéral; — c., cœur; — c. Cuv., canal de Cuvier; — e. h., ébauche hépatique; — e. m. h., ébauche du méso-hépatique antérieur; — f. v. 4., quatrième fente viscérale; — oc., œil; — œs., œsophage; — or. i., oreille interne; — p. c., paroi du cordon ombilical; — pér., péricarde; — p. p. p., paroi prépericardique; — v. om., veine omphalo-mésentérique.

vers un même point qui serait situé en dessous à une certaine distance de la face ventrale de l'embryon. De bonne heure le bord caudal du second, du troisième et du quatrième arc porte à sa partie moyenne un petit tubercule trilobé, premier rudiment des filaments branchiaux externes qui vont se développer bientôt. Chaque arc est constitué à ce moment par son enveloppe épithéliale et par une masse centrale de mésenchyme dans laquelle se trouvent la « cavité céphalique », et caudalement à celle-ci un vaisseau, l'arc aortique primitif. La cavité céphalique est limitée par un épithélium, germe des muscles branchiaux et on l'appelle parfois à cause de cela le tube musculaire. Ce tube n'est point, comme le croyaient BALFOUR, VAN WIJHE et d'autres, en continuité constante avec le coelome dont il ne serait qu'une portion séquestrée dans l'arc par la formation des poches branchiales; il se forme secondairement au sein du mésoblaste céphalique, en commençant par sa partie dorsale (FRORIEP), et il entre secondairement aussi en rapport avec le péricarde dans lequel il s'ouvre. Un nerf apparaît bientôt en avant du tube épithélial.

Au fur et à mesure que le développement progresse, l'arc s'aplatit d'avant en arrière, ou s'accroît dans le sens latéral. Le petit tubercule qui représentait

le rudiment des branchies externes s'est allongé en un filament cylindrique parcouru par deux vaisseaux afférent et efférent, dont le premier vient de l'arc aortique primitif, tandis que le second se rend dans un nouveau vaisseau, la veine branchiale postérieure, située contre la face caudale de l'arc (fig. 39, B). Une seconde veine branchiale se forme immédiatement derrière la face craniale

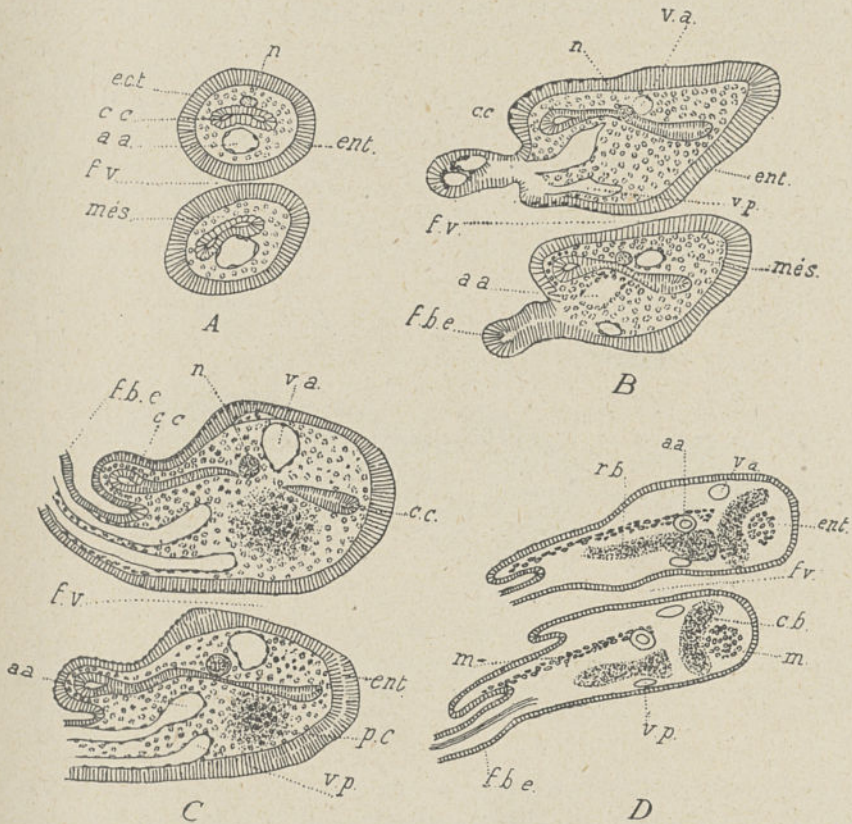


FIG. 39. — Développement des arcs branchiaux des Sélaciens, d'après A. DOHRN.

A, B, C, D. Quatre stades successifs du développement des arcs, pris sur deux arcs consécutifs du côté gauche vus sur des coupes frontales.

a. a., arc aortique; — c. c., cavité céphalique; — c. b., cartilage branchial; — ect., côté de l'ectoderme; — ent., côté de l'entoderme; — f. b. e., filaments branchiaux externes; — f. v., fente viscérale; — m., muscles dérivés de la cavité céphalique; — mès., mésoderme; — n., nerf; — r. b., rayon branchial cartilagineux; — v. a., veine antérieure; — v. p., veine postérieure.

de l'arc, c'est la veine branchiale antérieure destinée à remporter le sang venu des lamelles branchiales qui se développent bientôt sur cette face. Les deux veines branchiales d'un même arc communiquent entre elles par des anastomoses transversales.

Le tube musculaire s'est étiré dans le sens de l'accroissement de l'arc et forme une large bande qui s'étend du bord externe au bord interne de ce dernier (fig. 39, C). Cette bande est bientôt sectionnée, par les anastomoses

des veines branchiales, en deux parties : l'une interne ou proximale, l'autre externe ou distale. Enfin en dedans des veines branchiales et en arrière du tube musculaire (caudalement par rapport à lui) le mésenchyme se condense en formant une petite masse de précartilage qui, sous la forme d'une tige continue, parcourt l'arc suivant toute sa hauteur, c'est le rudiment de l'arc cartilagineux, squelette de l'arc branchial.

A un stade plus avancé l'arc est encore plus aplati (fig. 39, D). Le tube

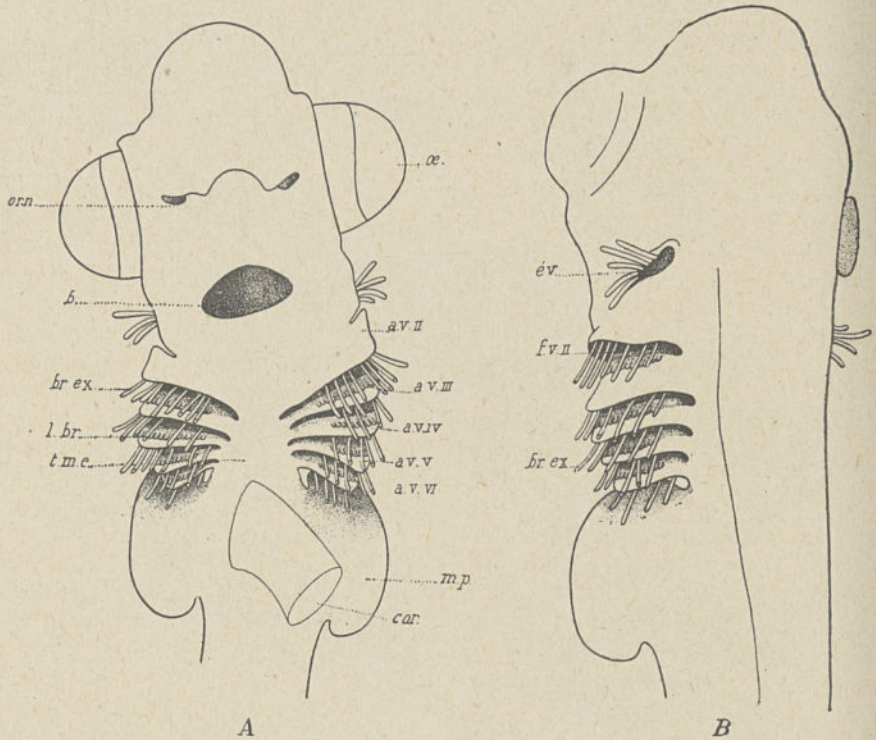


FIG. 40. — Embryon d'Acanthias, long de 30 millimètres.

Pour montrer les arcs branchiaux avant la formation des poches branchiales secondaires.

A, vu par la face ventrale. — B, vu de trois quarts par la face dorsale.

a. v. II...., a. v. VI, arcs viscéraux (du deuxième au sixième); — b., bouche; — br. ex., branchies externes (en partie seulement); — cor., cordon ombilical; — f. br., feuillets branchiaux; — év., évent; — f. v. II, deuxième fente viscérale; — œ., œil; — m. p., membre pectoral; — t. m. e., triangle méso-branchial externe; — or. n., orifice nasal.

musculaire a perdu sa forme épithéliale et il est remplacé par des cellules musculaires embryonnaires ou même déjà par des fibres musculaires. Les fibres musculaires provenant de la partie proximale du tube passent en dedans de l'arc cartilagineux et forment à la partie moyenne de ce dernier les muscles adducteurs, qui, tendus entre la moitié dorsale et la moitié ventrale de l'arc, les rapprochent l'une de l'autre lorsque l'articulation qui se fait entre elles s'est développée; à la partie dorsale elles donnent les muscles interarcuaires. Celles qui dérivent de la portion distale donnent dans l'épaisseur de l'arc les muscles

interbranchiaux ou muscles propres de l'arc, et à sa périphérie le muscle constricteur des branchies. Des rayons cartilagineux se forment en partant de la face externe convexe de l'arc squelettique et s'avancent dans l'épaisseur de l'arc qu'ils soutiennent. Ce sont les rayons branchiaux. Les deux rayons extrêmes (dorsal et ventral), arrivés à la périphérie, recourbent leur extrémité l'un vers l'autre et forment ainsi un anneau cartilagineux incomplet qui suit le bord externe de l'arc. Ce sont les cartilages extra-branchiaux. Sur les faces craniale et caudale de l'arc aplati se sont développées des lamelles branchiales dont on reparlera plus loin.

Pendant que ces modifications structurales se produisaient, des changements ont apparu dans la forme et dans la disposition des arcs. Ceux-ci se sont accrus en hauteur, comme le corps lui-même, ils se sont courbés à leur partie moyenne et présentent une partie dorsale et une partie ventrale faisant entre elles un angle ouvert en avant et en dedans, et à sommet dirigé en arrière (fig. 40). Simultanément les fentes viscérales prennent une direction très net-

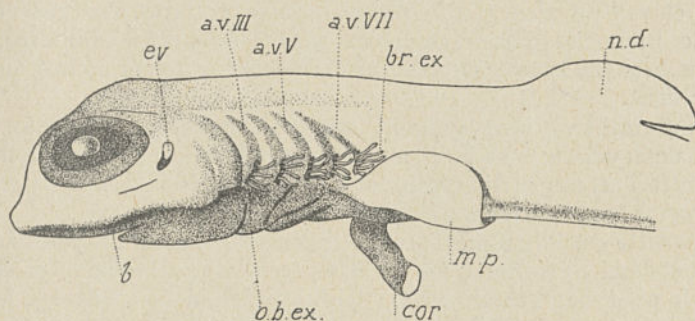


FIG. 41. — Embryon de *Mustelus long* de 65 millimètres.

Pour montrer les arcs branchiaux après la formation des poches secondaires.

a. v. III...., *a. v. VII*, arcs viscéraux (du troisième au septième); — *b.*, bouche; — *br. ex.*, branchies externes; — *cor.*, cordon; — *m. p.*, membre pectoral; — *n. d.*, nageoire dorsale; — *o. b. ex.*, orifice branchial externe.

tement oblique en arrière et les arcs se recouvrent les uns les autres à la manière des tuiles d'un toit. Le bord postérieur de chacun d'eux s'amincit et se prolonge un peu en arrière comme un petit opercule destiné à recouvrir la fente située derrière lui.

Pendant ce temps l'extrémité craniale du coelome, d'abord placée immédiatement en arrière du premier arc, paraît avoir reculé et se trouve successivement en arrière du second, du troisième arc, puis encore plus loin du côté caudal.

Les fentes viscérales sont d'abord très étendues dans le sens dorso-ventral et ont la même longueur que les arcs eux-mêmes, mais bientôt les bords latéraux de ces derniers se soudent les uns aux autres à partir de leurs extrémités dorsale et ventrale, enfermant au-dessous d'eux une cavité formée par la fente primitive ouverte jusqu'alors. La soudure de ces bords progresse vers la partie moyenne de l'arc à partir des deux extrémités de celui-ci. Elle s'arrête à un moment donné et respecte une certaine étendue de la fente primitive qui devient ainsi l'orifice branchial externe. L'étendue de cette soudure et sa disposition varient chez les divers Sélaciens. Tantôt elle est peu considé-

nable, les orifices branchiaux externes sont très grands et les arcs restent bien séparés comme chez *Selache maxima*, *Chlamydoselache*, et les Notidanidés; tantôt elle est plus complète et les arcs sont moins nettement visibles de l'extérieur. Il peut alors se présenter deux cas : ou bien la soudure procède à peu près également de la face ventrale et de la face dorsale et l'orifice branchial externe est situé sur les côtés du corps (Sélaciens pleurotrèmes), ou bien au contraire la soudure est surtout dorsale et les orifices branchiaux sont placés sur la face ventrale (Sélaciens hypotrèmes, Raies).

Le système branchial a pris maintenant son aspect définitif; les arcs forment des lames assez épaisses, aplaties, dirigées obliquement d'avant en arrière et de dedans en dehors et séparées les unes des autres par les poches branchiales. Ces poches ont naturellement la forme des cavités dont elles dérivent, c'est-à-dire celle des fentes existant entre les arcs, mais ces fentes qui étaient d'abord largement ouvertes à l'extérieur sont fermées maintenant sur une grande partie de leur étendue par la soudure des bords des arcs, et forment comme des expansions latérales de la cavité du pharynx, limitées dorsalement et ventralement par la portion soudée des arcs, ouvertes en dehors par l'orifice branchial externe, en dedans par l'orifice branchial interne. Ce sont les poches branchiales secondaires, bien différentes des primaires auxquelles elles succèdent.

Les arcs ainsi transformés offrent une structure assez compliquée. Ils comprennent un squelette, une lame membraneuse formée par la portion de l'arc tendue entre l'arceau cartilagineux et le pourtour de la poche (le *septum* ou le *diaphragme branchial*), enfin des lamelles respiratoires.

Le squelette est formé par l'arc cartilagineux et par ses rayons. L'arc a la forme d'un demi-cercle ou d'un V; il est constitué de quatre pièces, deux dorsales, le pharyngo-branchial et l'épi-branchial, deux ventrales, le cétrato-branchial et l'hypobranchial. Les deux pièces principales sont le cétrato-branchial et l'épi-branchial qui s'articulent entre eux au niveau du pli de l'arc. Les pharyngo-branchiaux sont de petites pièces qui s'unissent lâchement à la colonne vertébrale, les hypo-branchiaux sont aussi peu développés. Les hypo-branchiaux de chaque arc se réunissent sur la ligne médiane à une pièce impaire appelée le basi-branchial ou la *copule*. Les copules des différents arcs forment une colonne continue sur la ligne médiane, celle du dernier arc s'élargit en arrière et forme une lame qui s'étend plus ou moins sous la paroi ventrale du pharynx (cartilage cardio-branchial de GEGENBAUR) et qui renforce le toit de la cavité péricardique située en dessous (voy. Squelette, fig. 114, p. 211).

Le diaphragme branchial est formé par la lame de substance qui sépare deux poches consécutives, moins le squelette et les lamelles respiratoires. Il peut paraître injustifié de le séparer de ces dernières qui lui adhèrent dans toute leur étendue, cependant il est bon de le distinguer, car il se prolonge au delà des lamelles et a par conséquent une existence propre; de plus chez les Cyclostomes il se sépare entièrement des lamelles et constitue un organe indépendant. A la périphérie le diaphragme branchial s'insère sur le pourtour de la poche branchiale telle qu'elle a été définie plus haut, dans toute l'étendue de la soudure des arcs. Là où cette soudure ne s'est pas effectuée il se continue avec la peau qui forme à ce niveau une petite languette ou opercule dirigé en arrière pour la protection de l'orifice branchial. Les lamelles respiratoires sont des replis de la muqueuse des poches. Elles sont disposées en rayons autour du centre de l'arc cartilagineux et vont en diminuant de longueur depuis la partie

moyenne de l'arc où elles sont le plus développées jusque vers ses extrémités où elles deviennent très courtes. Chacune d'elles se complique par la présence de replis latéraux que l'on étudiera avec l'appareil respiratoire. L'extrémité externe des lamelles de la face caudale de chaque arc se continue avec les filaments branchiaux externes dont nous avons parlé. Ces deux formations sont donc absolument identiques.

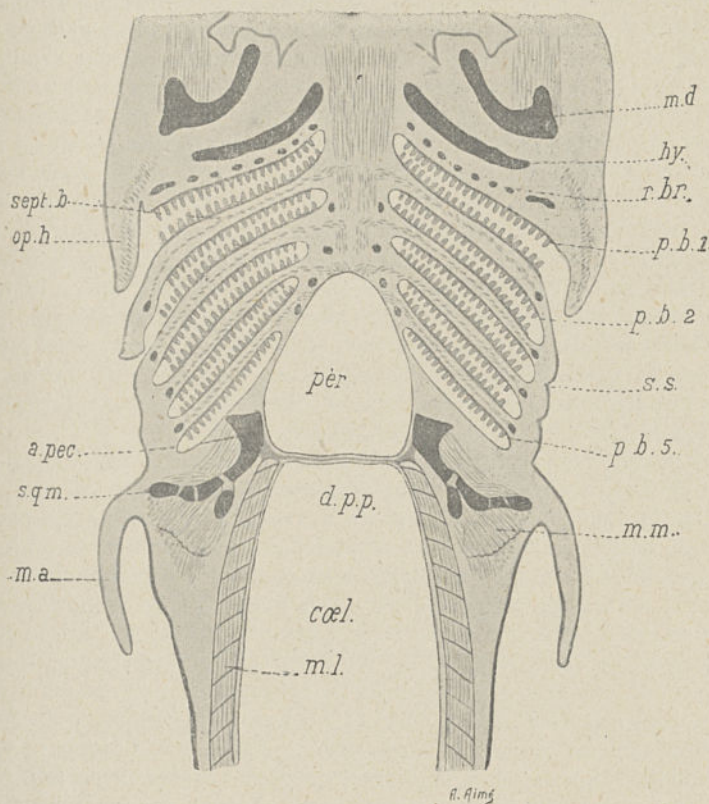


FIG. 42. — Coupe frontale d'un embryon de *Mustelus* long de 65 millimètres.

Pour montrer les poches branchiales secondaires.

a. pec., arc pectoral; — cœl., coelome; — d. p. p., diaphragme péricardio-péritonéal; — hy., hyoïde (cartilage); — m. a., membre antérieur; — m. d., mandibule (cartilage). — m. l., muscles latéraux; — m. m., muscles du membre; — op. h., opercule hyoïdien; — pér., péricarde; — p. b. 1, p. b. 5, première à cinquième poches branchiales; — r. br., rayons branchiaux (cartilage); — sq. m., squelette du membre; — s. s., sillon de soudure de deux arcs branchiaux consécutifs pour former la poche; — sept. br., septum branchial.

Telles sont les branchies des Sélaciens développés. Elles ont été appelées autrefois branchies fixes parce qu'elles sont adhérentes par tout leur bord externe; on les appelle aussi branchies en table à cause de leur forme aplatie, d'où le nom d'Elasmobranches donné à ces animaux.

Tous les arcs viscéraux n'évoluent pas pour former une branchie. Le premier arc (mandibulaire ou facial) forme le bord de la fossette buccale et passe

dans la constitution de la face. On verra à propos du squelette et du système musculaire les pièces squelettiques et les muscles qui en dérivent. La poche branchiale située en arrière de lui se ferme dans sa partie ventrale et ne porte pas chez l'adulte de feuillets respiratoires. Elle a reçu le nom d'évent.

Le second (arc hyoïdien) sert à la fois à la constitution de la face et à celle de l'appareil respiratoire. Il donne en effet le système suspenseur de la mâchoire (voir Squelette), mais en même temps sa face postérieure porte des lamelles respiratoires et sert à la respiration. Ces lamelles hyoïdiennes forment la rangée antérieure de lamelles de la première poche branchiale, la rangée postérieure est fournie par le troisième arc viscéral encore appelé premier arc branchial vrai parce qu'il est le premier servant uniquement à la respiration. La deuxième poche branchiale est tapissée par des lamelles provenant des troisième et quatrième arcs viscéraux (1^{er} et 2^e branchiaux vrais), la troisième tient ses lamelles des quatrième et cinquième arcs (2^e et 3^e branchiaux vrais), et ainsi de suite, chaque poche se trouvant toujours comprise entre deux arcs et possédant des lamelles respiratoires fournies individuellement par chacun d'eux.

Le nombre des poches branchiales et celui des arcs n'est pas le même chez tous les Sélaciens. Chez la plupart de ces animaux il y a cinq poches branchiales, mais la dernière ne porte de lamelles que sur sa paroi antérieure. Sa paroi postérieure en est totalement dépourvue, et l'arc qui la forme n'est représenté que par ses pièces squelettiques. Chez tous ces animaux il y a donc en plus des deux premiers arcs viscéraux (facial et hyoïdien) cinq arcs branchiaux et cinq poches respiratoires (*Squales pentanches*).

Chez quelques *Squales* toutefois (*Hexanchus*, *Chlamydoselachus*), il y a six poches et six arcs, enfin dans le genre *Heptanchus* on en trouve sept.

Les arcs forment la paroi latérale de l'extrémité céphalique, sa paroi ventrale est constituée par la substance comprise entre les extrémités ventrales des arcs. A cause de la réduction graduelle de la longueur des arcs en allant d'avant en arrière, la portion de paroi ventrale qu'ils limitent à la forme d'un triangle à sommet cranial, le *triangle mésobranchial externe* (fig. 40, A). Mais la constitution de la paroi ventrale n'est pas la même dans toute l'étendue de ce triangle. Dans sa portion craniale, c'est-à-dire entre les premiers arcs, la paroi ventrale est pleine, massive, et n'admet point la présence du coelome qui commence seulement à l'endroit précis où elle se termine elle-même. Comme la partie la plus craniale du coelome est le péricarde, on peut appeler la portion de paroi ventrale située en avant de ce dernier, *paroi ventrale pré-péricardique*. Dans sa partie caudale au contraire le triangle mésobranchial externe comprend au lieu d'une masse pleine, acœlomique, trois formations qui sont, en allant de dehors en dedans : 1^o une paroi ecto-mésodermique répondant à la paroi ventrale ordinaire avec laquelle elle se continue sans transition ; 2^o le coelome (péricarde) et enfin 3^o la paroi ventrale du pharynx. La portion de paroi ventrale répondant à cette partie du triangle mésobranchial externe peut être appelée *paroi ventrale péricardique*. Elle s'étend chez l'embryon d'*Acanthias*, de la fig. 45, entre les trois dernières paires d'arcs viscéraux.

La distinction de ces deux parties pré-péricardique et péricardique dans la paroi ventrale de l'extrémité céphalique n'a pas été faite jusqu'ici par les classiques, qui considéraient la portion acœlomique de la paroi ventrale comme coïncidant exactement à un moment donné avec la région branchiale. En effet, pour eux cette paroi se formait peu à peu à la suite de deux processus concomitants : 1^o l'oblitération des cavités céphaliques des arcs par

leur transformation en ébauches musculaires et 2° l'oblitération de la partie craniale du coelome, qui, étendue primitivement jusque dans la cavité du premier arc, disparaissait en même temps que cette dernière et s'effaçait d'avant en arrière à mesure que se comblaient les cavités céphaliques des arcs successifs. Cet effacement de la partie craniale du coelome paraissait résulter de la confluence des extrémités ventrales des arcs qui se réunissaient par paires sur la ligne médiane comme tendait à le prouver la présence chez l'adulte des copules unissant les arcs correspondants des deux moitiés opposées du corps.

Lorsque le développement était achevé la dernière paire d'arcs s'était soudée

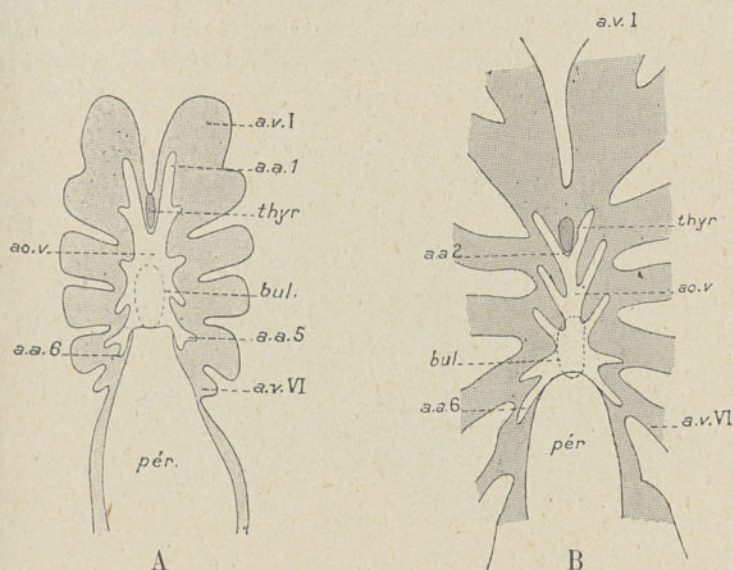


FIG. 43. — Développement de l'artère branchiale chez la *Torpille* (coupes frontales dessinées à l'aide de plusieurs coupes successives combinées).

A, embryon au stade K. — B, embryon au stade L'.

a. a. 1 à a. a. 6, premier à sixième arcs aortiques; — a. v. I....., a. v. VI, premier à sixième arcs viscéraux; — a. o. v., aorte ventrale; — bul., bulbe du cœur; — pér., péricarde; — thy., ébauche de la thyroïde.

sur la ligne médiane ventrale, et l'extrémité craniale du coelome se trouvait immédiatement derrière elle.

Cette manière de voir ne peut être conservée. J'ai montré (*Arch. d'Anat. mic.*, 1908) que la paroi ventrale acelomique ne coïncide pas du tout avec la région branchiale, mais est toujours plus courte que cette dernière. Elle ne s'étend jamais sur les derniers arcs, et sa formation n'a rien à voir avec l'oblitération graduelle d'une portion du coelome. Celui-ci garde intacte son extrémité craniale qui conserve même chez l'adulte la forme qu'elle a chez l'embryon et que l'on peut considérer comme un des points les plus fixes au cours du développement. Cette extrémité est placée, chez l'embryon très jeune, derrière le premier arc et se poursuit sur une courte distance de chaque côté de la partie caudale de l'ébauche thyroïdienne en formant deux petits prolongements coniques. Il existe donc à ce moment une paroi ventrale acelomique très courte, constituée par la substance réunissant les deux arcs mandibulaires

et qui comprend elle-même plusieurs parties : dorsalement l'entoderme pharyngien, ventralement l'ectoderme, entre les deux au milieu l'ébauche thyroïdienne flanquée de chaque côté du vaisseau aortique du premier arc et du prolongement de l'ébauche musculaire de ce dernier, le tout englobé dans un mésenchyme clair, bien distinct du mésenchyme dense et compact des arcs. Cette première ébauche de la paroi pré-péricardique se développe ensuite par accroissement interstitiel propre, et non par apposition caudale d'une nouvelle étendue de coelome oblitéré.

La preuve de ce mécanisme est donnée par la disposition des vaisseaux. Le cône artériel est toujours libre dans le péricarde aussi bien chez l'embryon le plus jeune que chez l'adulte. Dans l'embryon très jeune il s'épanouit sous la paroi du pharynx en une aorte ventrale d'abord courte et large d'où partent

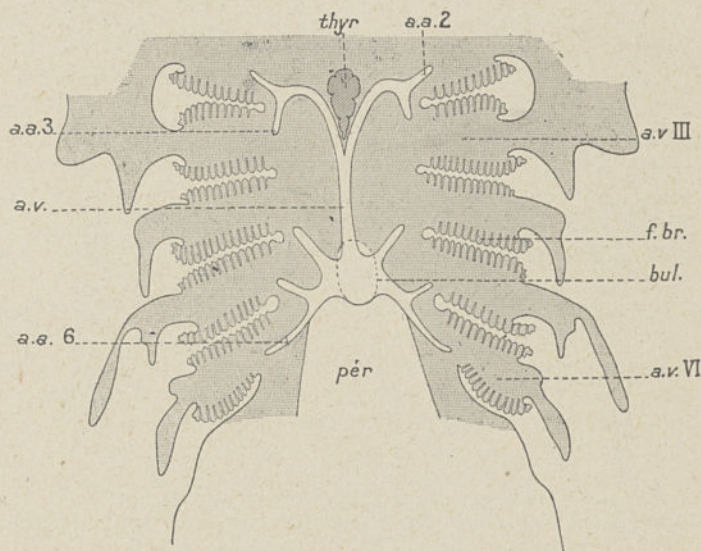


FIG. 44. — Développement de l'artère branchiale chez la Torpille (figure combinée à l'aide de plusieurs coupes successives).

Embryon au stade Q. Mêmes lettres que dans la figure 43, en outre : *f. br.*, feuillets branchiaux.

les différents arcs aortiques. Ces derniers sont au nombre de six paires disposées en deux groupes, l'un antérieur comprenant les trois premières paires dirigées cranialement, l'autre postérieur avec les trois dernières tournées en sens inverse. L'extrémité craniale du péricarde est située derrière le second arc viscéral. Au stade suivant cette extrémité est placée derrière le troisième arc, l'aorte ventrale s'est allongée et forme dans sa partie craniale un tronc impair qui porte trois paires d'arcs seulement, la première ayant disparu ; ce sont les deuxième, troisième et quatrième, toutes dirigées cranialement. La quatrième paire a donc pris une direction opposée à celle qu'elle présentait au stade précédent, et ce changement ne peut s'expliquer que par un accroissement intercalaire de la paroi pré-péricardique se faisant au-devant du bord cranial du péricarde resté fixe. Le tronc commun des cinquième et sixième arcs aortiques a encore une direction caudale (fig. 43, B).

A un stade plus avancé le tronçon de l'aorte ventrale compris entre la troi-

sième et la quatrième paire s'est fortement allongé, séparant les arcs en deux groupes encore plus distincts qu'au début : l'antérieur avec les arcs deux et trois, le caudal avec les trois derniers. Parmi ceux-ci le cinquième a pris aussi une direction craniale, ce qui montre à l'évidence l'allongement de la paroi pré-péricardique dans le sens déjà indiqué, car le tronc commun des deux derniers arcs a gardé sa direction caudale, excluant ainsi toute possibilité d'un recul de l'extrémité craniale du péricarde. L'extrémité craniale du péricarde est à ce moment derrière le quatrième arc viscéral; elle occupe la même situation chez *Acanthias vulgaris*, *Raja mosaïca* adultes. Elle est un peu plus caudale chez diverses espèces, étant placée en arrière du cinquième arc chez *Mustelus laevis* et *Scyllium canicula*, du sixième chez *Hexanchus cinereus*. En somme le péricarde s'étend toujours au moins sous le dernier arc viscéral libre, c'est-à-dire situé en avant de la dernière fente, et par conséquent sous les deux derniers

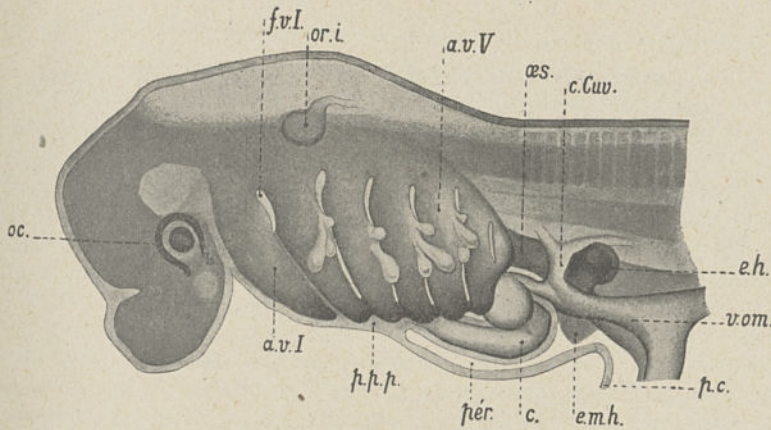


FIG. 45. — Embryon de Torpille au stade L', vu par transparence.

a. v. I., a. v. V., premier et cinquième arcs viscéraux; — c., cœur; — c. Cuv., canal de Cuvier; — e. h., ébauche hépatique; — e. m. h., ébauche du méso-hépatique antérieur; — f. v. I., première fente viscérale (évent); — oc., œil; — æs., œsophage; — or. i., oreille interne; — p. c., paroi du cordon ombilical; — pér., péricarde; — p. p. p., paroi pré-péricardique; — v. om., veine omphalo-mésentérique.

arcs squelettiques, le dernier étant placé caudalement à la dernière fente, ce qui justifie ma manière de voir qui distingue nettement entre paroi accelomique et arcs viscéraux.

La paroi ventrale accelomique de l'extrémité céphalique est donc formée par l'accroissement intercalaire de la bande de substance qui existe chez l'embryon très jeune entre le bord cranial de la bouche et le bord correspondant du péricarde. Il ne peut être question d'un recul de l'extrémité du péricarde comme le montre la direction caudale du tronc des deux derniers arcs, ou des artères branchiales qui leur succèdent, direction qui est conservée même chez l'adulte.

L'accroissement de la paroi pré-péricardique est en rapport avec l'accroissement des arcs dont l'extrémité ventrale glisse de plus en plus cranialement, si bien que plusieurs paires d'arcs arrivent successivement dans le domaine de la paroi pré-péricardique dont elles étaient primitivement éloignées, mais elles ne contribuent pas directement et par leur propre substance à sa formation. Le

glissement en avant de l'extrémité ventrale des arcs entraîne la formation de la courbure en V ouvert en avant, si marquée pour les derniers arcs.

La paroi ventrale de l'extrémité céphalique est donc formée, comme il a été dit plus haut, de deux parties : une portion pré-péricardique, dans laquelle le coelome ne pénètre pas et une portion péricardique, continuant la première caudalement, mais placée en dessous du coelome. Les extrémités ventrales des premiers arcs viscéraux tombent sur les côtés de la masse compacte de la paroi pré-péricardique avec laquelle elles se continuent par toute leur épaisseur. Celles des derniers arcs au contraire viennent s'appuyer sur deux formations distinctes, séparées l'une de l'autre par le péricarde et qui sont constituées : la dorsale par la paroi ventrale du pharynx avec toutes les parties (musculaires, squelettiques, vasculaires) qu'elle comporte, la ventrale par la paroi ventrale proprement dite comprenant l'ectoderme en dessous et la masse mésodermique

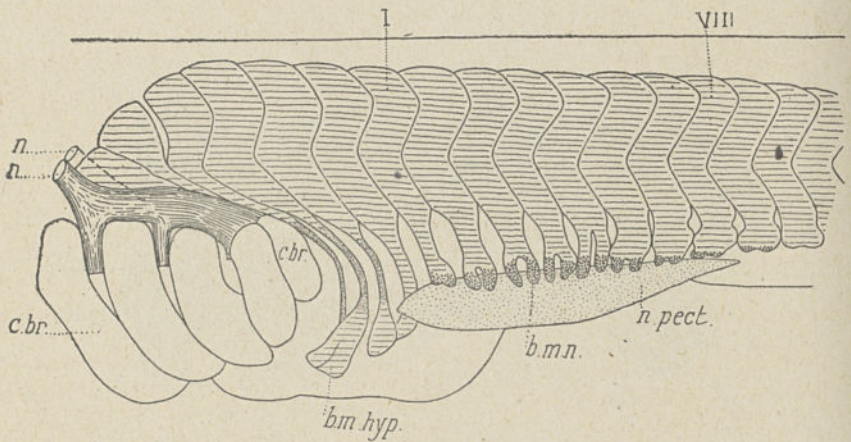


FIG. 46. — Rapports des myotomes et de la corbeille branchiale chez un embryon de *Spinax niger*, d'après BRAUS.

I, VIII, premier, huitième myotomes du tronc; — b. m. n., bourgeons musculaires de la nageoire fournis par les myotomes du tronc; — b. m. hyp., bourgeons des muscles hypobranchiaux fournis par la partie ventrale des myotomes céphaliques; — c. br., corbeille branchiale; n., nerf (vague); — n. pect., ébauche de la nageoire pectorale.

dans laquelle pénétreront plus tard les muscles latéro-ventraux. Les extrémités ventrales des fentes viscérales dessinent sur la paroi ventrale du pharynx deux lignes convergeant en arrière. L'espace mésobranchial interne qu'elles délimitent ainsi a donc son sommet placé dans le sens caudal et présente une forme inverse de celle de l'espace mésobranchial externe, qui a, lui, son sommet dirigé cranialement.

Tous les arcs viscéraux doivent être attribués à la région céphalique, car les derniers eux-mêmes reçoivent leurs nerfs du cerveau postérieur et rentrent par conséquent par là dans le complexe céphalique. Par conséquent les limites de la tête chez les Sélaciens sont assez reculées car le dernier arc est placé assez loin en arrière de la vésicule auditive, une des parties les plus caudales cependant de l'encéphale. Quelles sont les limites de la région céphalique? Ces limites ne sont point données simplement par un plan transversal mené par le bord caudal du dernier arc viscéral, car ce plan rencontrerait en dessous et en dessous de

la corbeille branchiale des parties appartenant manifestement au tronc. La portion latérale (branchiale) de l'extrémité céphalique s'enfonce en effet comme un coin dans la partie correspondante du tronc, qui la déborde du côté dorsal et du côté ventral, comme le montre bien la fig. 46, et les deux régions s'engrènent l'une dans l'autre.

L'étendue de la corbeille branchiale, chez les Sélaciens, pourrait conduire à admettre chez eux la présence d'un cou, c'est-à-dire d'une région interposée à la tête et au tronc. En effet le bord cranial de la nageoire pectorale, qui est souvent pris comme limite antérieure du tronc, est assez éloigné de l'extrémité caudale de la tête proprement dite indiquée par le bord postérieur des mâchoires inférieures et par l'évent, et l'on pourrait appeler cou l'espace compris entre les deux régions, espace occupé par les orifices branchiaux externes, mais on verra plus loin que le cou est une région très spéciale, d'une structure toute particulière; il n'existe que chez les Amniotes qu'il caractérise très nettement.

B. *Téléostomes*. — Chez les Téléostomes les arcs branchiaux sont beaucoup moins développés que chez les Sélaciens et la région branchiale est beaucoup moins étendue. Les arcs sont resserrés les uns contre les autres au-dessous de la partie postérieure du crâne qu'ils ne dépassent guère en arrière. Ils sont constitués d'abord comme ceux de très jeunes Sélaciens par un axe mésodermique et une enveloppe épithéliale, et, sur les coupes frontales des embryons, montrent comme les précédents une forme arrondie. Celle-ci ne passe jamais à la forme aplatie que revêtent les arcs des Sélaciens et cette différence de forme est en rapport avec la constitution des branchies. En effet chez les Téléostomes il n'y a point de septum branchial comparable à celui des Sélaciens (GÖTTE), mais sur la face externe des arcs se forment des lamelles branchiales saillantes et disposées sur deux rangées, l'une craniale, l'autre caudale. Ces deux rangées d'abord indépendantes se soudent ensuite à partir de leur base, sur une hauteur plus ou moins considérable, formant une lame intermédiaire entre elles que l'on a comparée à tort au septum branchial, mais qui n'a rien de commun avec lui (GÖTTE) et qui en tous cas ne dépasse jamais le bord distal des lamelles branchiales dont elle reste même assez éloignée. Les arcs munis de leurs lamelles et de leur faux septum ne se soudent jamais entre eux pour former des poches branchiales secondaires et les extrémités distales des lamelles branchiales dépassant le faux septum restent libres et indépendantes, d'où le nom de branchies libres opposé à celui de branchies fixes.

En raison de leur volume moindre et de leur concentration sous le crâne, les arcs branchiaux des Téléostomes ne forment point directement, comme ceux des Sélaciens, une partie importante des parois latérales de l'extrémité céphalique. Ils sont en effet dépassés dans leur développement par les parties voisines qui s'accroissent davantage et forment autour d'eux une sorte d'enceinte limitant une chambre dans laquelle ils sont enfermés. Cette *chambre branchiale* est comprise entre le bord latéral du crâne qui surplombe les arcs, la saillie formée par la ceinture pectorale et l'arc hyoïdien. De ce dernier part une lame mobile dirigée en arrière, qui recouvre la chambre branchiale à la manière d'un volet et protège les branchies, c'est l'*opercule*. Le nombre des arcs viscéraux est le même que chez les Squales pentanches, c'est-à-dire de sept en tout. Le premier est entièrement employé à former l'appareil maxillaire, le second (hyoïdien) peut porter chez certains Ganoïdes des lamelles res-

piratoires, mais le plus souvent il en est dépourvu. Les quatre suivants, du troisième au sixième inclus, servent habituellement à la respiration, le septième comme chez les Squales est représenté simplement par son arc squelettique.

L'opercule est un prolongement lamellaire dans l'épaisseur duquel, à la partie dorsale, se développent des os plats. Dans sa partie ventrale il est constitué par un repli membraneux soutenu par des rayons squelettiques; c'est la membrane *branchiostège*. L'opercule et la membrane branchiostège passent librement au-dessus des branchies et se terminent par un bord libre arrondi qui vient battre contre la saillie formée par la ceinture pectorale, laissant libre entre cette dernière et lui une fente (*fente operculaire*) plus ou moins large suivant les cas et qui forme l'orifice externe de l'appareil branchial. Cet orifice peut se rétrécir beaucoup par coalescence de la membrane branchiostège avec les parois du tronc, et subir des déplacements variés suivant les points où s'effectue cette coalescence. C'est ainsi qu'il peut être reporté jusque sur la face ventrale.

Comme chez les Sélaciens, la paroi ventrale dans la région branchiale comprend chez l'embryon une portion pré-péricardique et une portion péricardique, mais, corrélativement à la forme carénée de la région jugulaire, le cœur recule fortement en arrière, la partie de l'aorte ventrale comprise entre le bulbe cardiaque et l'origine des derniers arcs aortiques s'allonge pour se prêter à ce mouvement, enfin l'extrémité craniale de la cavité péricardique se resserre autour de ce tronc vasculaire et arrive jusqu'à son contact immédiat. Aussi chez l'adulte la cavité péricardique paraît beaucoup plus caudale que chez les Sélaciens; son extrémité craniale est reportée assez loin en arrière du dernier arc viscéral et l'on pourrait croire à la présence d'une paroi pré-péricardique beaucoup plus étendue. Mais le mode de développement qui vient d'être indiqué montre bien qu'il faut distinguer dans la portion acelomique de la paroi ventrale deux parties : la paroi pré-péricardique vraie, formée comme celle des Sélaciens et ayant la même étendue relative, et une portion postérieure engendrée par l'oblitération de l'extrémité craniale du péricarde autour du tronc étiré de l'aorte ventrale.

Chez les Dipneustes les arcs branchiaux, concentrés sous le crâne, peu développés et recouverts par un opercule, prennent à la constitution de l'extrémité céphalique à peu près la même part que chez les Téléostomes. Le nombre des arcs viscéraux est de sept. La paroi pré-péricardique s'étend jusque sous le sixième arc, et dépasse cranialement la sixième fente. Elle a donc une situation intermédiaire à celle qu'elle occupe chez les Sélaciens et chez les Téléostomes. Chez *Protopterus* et *Lepidosiren*, avant l'ouverture au dehors des fentes branchiales, les troisième, quatrième et cinquième arcs viscéraux portent chacun à leur extrémité dorsale une tige pennée tout à fait comparable aux branchies externes des Amphibiens.

C. *Cyclostomes*. — Les arcs viscéraux des Cyclostomes subissent une évolution très particulière qui les éloigne beaucoup de ce que nous avons vu jusqu'ici. Au début il y a des poches branchiales assez semblables à celles des Sélaciens (fig. 47), mais leur extrémité latérale ou leur fond au lieu de s'étaler largement dans le sens dorso-ventral contre l'ectoderme, comme cela arrive chez les Poissons, n'entre en contact avec le feuillet externe que par une surface très limitée, au niveau de la partie moyenne de la paroi latérale du corps. Il en résulte que les fentes branchiales qui succèdent à la membrane obturante formée par l'accolement des deux feuillets, au lieu d'être longues et étendues, sont

petites et étroites, en forme d'orifices arrondis. En même temps la paroi latérale du corps n'est pas subdivisée par les fentes en arcs distincts, visibles à l'extérieur, ainsi que l'avait déjà constaté RATHKE. L'arc, qui est représenté, comme toujours, par la substance comprise entre deux poches, est plus interne que chez les Poissons et caché par les myotomes qui s'interposent entre lui et l'ectoderme. La masse de l'arc est formée comme chez les Sélaciens par du mésenchyme et les revêtements épithéliaux. Le vaisseau aortique est situé très en dedans, le cartilage au contraire très en dehors, il suit le contour externe de la poche et forme par conséquent une tige arquée placée immédiatement sous la peau au niveau de l'orifice branchial externe et qui s'en éloigne à ses deux extrémités pour suivre le contour de la poche.

Les arcs prennent une forme particulière et on peut les considérer avec GÖTTE comme formés de deux parties, l'une externe, la plaque branchiale externe, comparable à l'arc proprement dit (fig. 48), qui passe dans la paroi latérale du corps en dedans des myotomes et limite les poches branchiales en dehors; l'autre interne, disposée en une lame transversale saillante dans la cavité du pharynx, la *lamelle branchiophore* rattachée à la plaque externe par une mince lame. Les feuillets branchiaux se forment sur les faces craniale et caudale de ces lamelles branchiophores, y compris la face caudale de l'arc hyoïdien secondaire, et la face craniale de la dernière lamelle branchiophore. Il y a primitivement chez l'embryon huit poches viscérales, mais la première disparaissant par atrophie, il en reste chez l'adulte sept, tapissées chacune de feuillets sur leurs deux faces craniale et caudale, puis ces feuillets s'étendent sur le plancher et sur le toit des poches qui en sont ainsi pourvues de tous les côtés. Le bord interne de chaque branchiophore forme une espèce de languette à direction antéro-postérieure qui, avec ses similaires, constitue un couloir longitudinal représentant la cavité pharyngienne. Ce couloir est percé latéralement de larges orifices, *orifices branchiaux internes*, qui conduisent dans les poches. Ces orifices s'étendent sur toute la hauteur de l'intestin pharyngien, de sorte que les poches branchiales forment comme autant de cellules largement ouvertes sur le couloir pharyngien avec lequel elles communiquent par des portes aussi hautes que lui et aussi larges que chacune d'entre elles.

Au moment de la métamorphose il se produit un changement considérable qui porte à la fois sur les poches et sur le pharynx. Dans l'étendue des poches la muqueuse respiratoire qui les tapisse s'en détache, sauf au niveau des orifices branchiaux interne et externe, et forme comme une bourse libre dans la cavité de l'ancienne poche. Ce qui reste des branchiophores après le clivage de la muqueuse constitue des lames comparables aux diaphragmes branchiaux et qui séparent les poches successives. L'espace compris entre la poche branchiale devenue libre et les parois musculo-conjonctives dont elle s'est déta-

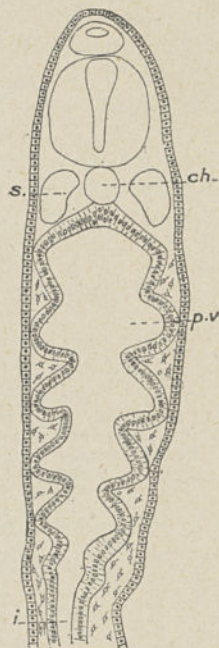


FIG. 47. — Formation des poches viscérales de l'Ammocète. Coupe frontale.

ch., chorde; — i., intestin; — p. v., poches viscérales; — s., somite.

chée, n'est que virtuel pendant la vie. C'est la *plèvre* de J. MÜLLER, l'*espace péri-branchial* des auteurs récents. L'extension des feuillets sur tout le pour-

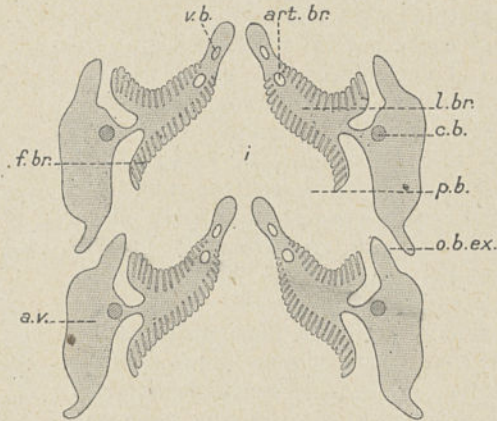


FIG. 48. — Appareil branchial de l'Ammocète; coupe frontale de deux arcs successifs (demi-schématique).

art. br., artère branchiale; — a. v., arc viscéral; — c. b., cartilage branchial; — f. br., feuillets branchiaux; — i., intestin pharyngien; — l. br., lame branchiophore; — o. b. ex., orifice branchial externe; — p. b., poche branchiale; — v. b., veine branchiale.

tour des poches, faces voûte et plancher, et la production d'une cavité pleurale autour de la muqueuse respiratoire est caractéristique de tous les Cyclos-

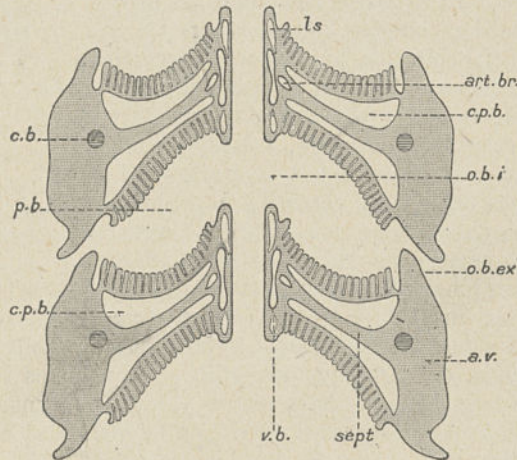


FIG. 49. — Appareil branchial de la Lamproie, coupe frontale de deux arcs successifs (demi-schématique).

art. br., artère branchiale; — a. v., arc viscéral; — c. b., cartilage branchial; — c. p. b., cavité péri-branchiale; — l. s., lacunes sanguines; — p. b., poches branchiales; — o. b. ex., orifice branchial externe; — o. b. i., orifice branchial interne; — sept., septum branchial; — v. b., veine branchiale. (Le tube médian compris entre les bords internes des arcs est la bronche.)

tomes et donne naissance aux branchies dites *en bourse*, d'où le nom de Marsipobranches attribué à ces animaux.

Les transformations qui s'effectuent dans le pharynx sont aussi très remarquables. Les orifices bronchiaux internes d'abord très larges qui y débouchent se contractent pour ainsi dire, la hauteur du pharynx se réduit, de manière qu'à la place du couloir élevé qui régnait entre les poches il existe maintenant un tube cylindrique étroit, connu sous le nom de *bronche*. La bronche ouverte en avant dans la bouche est close en arrière, au niveau de la dernière poche. Elle est exclusivement réservée à l'appareil respiratoire et ne sert plus au passage des aliments, un nouvel œsophage se formant du côté dorsal aux dépens d'un cordon épithélial filiforme du toit du pharynx primitif (ANT. SCHNEIDER) et conduisant de la bouche dans le tube digestif.

Comme on l'a déjà vu les embryons d'Ammocète présentent d'abord huit poches viscérales, mais la première disparaît bientôt et il en reste seulement sept qui persistent jusque chez l'adulte. Les deux arcs qui limitent la première

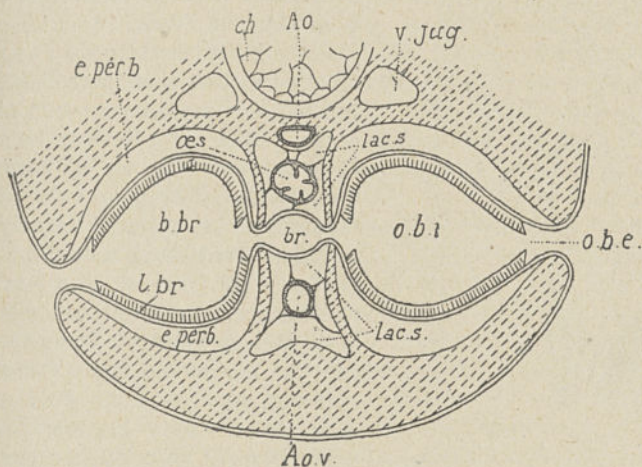


FIG. 50. — Coupe transversale d'une Lamproie passant par les branchies en bourse (schématique).

Ao., aorte; — *Ao. v.*, aorte ventrale; — *b. br.*, bourse branchiale; — *br.*, bronche; — *ch.*, chorde; — *e. pér. b.*, espace péri-branchial; — *lac. s.*, lacunes sanguines; — *l. br.*, lames branchiales; — *o. b. e.*, orifice branchial externe; — *o. b. i.*, orifice branchial interne; — *œs.*, œsophage; — *v. jug.*, veine jugulaire.

poche viscérale (arc mandibulaire et arc hyoïdien) disparaissent aussi, ou du moins subissent des transformations très profondes qui ne permettent plus de les comparer avec ceux des autres Vertébrés et on ne trouve pas de mâchoires ni d'hyoïde. Chez la Lamproie les poches branchiales sont réparties sur une assez grande longueur en arrière de la tête. Chacune d'elles communique avec l'extérieur par un orifice arrondi assez petit.

Les cartilages branchiaux sont placés dans la plaque branchiale sur le pourtour des septa. Ils sont continus, non segmentés en pièces distinctes et forment une cage branchiale souple et élastique (voy. Squelette, p. 212).

L'appareil branchial des Myxinoïdes est formé comme celui des Lampiroes de branchies en bourse qui présentent toutefois des dispositions très particulières pour lesquelles il est renvoyé au chap. V, page 416. Mais la constitution fondamentale de la région branchiale est la même chez tous les Cyclostomes. Les bourses branchiales sont très grandes par rapport à

l'intestin pharyngien qui est resserré entre elles et beaucoup plus étroit que chez les Poissons. C'est la disposition que DOHRN a caractérisée par les mots de transfert en dedans des feuillets respiratoires. En effet si l'on compare la place qu'occupent ces feuillets par rapport à l'arc cartilagineux on voit qu'ils sont en dehors de lui chez les Sélaciens, en dedans chez les Lamproies. Mais, en réalité, il n'y a pas transfert effectif, déplacement réel des feuillets au cours du développement, car la situation réciproque de l'arc cartilagineux et des feuillets s'établit d'emblée chez l'embryon. Cette disposition du pha-

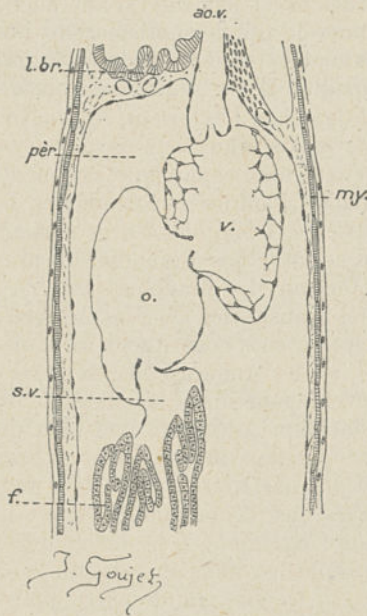


FIG. 51. — Rapports du cœur avec les dernières poches branchiales. Coupe frontale d'un embryon d'Ammocète.

ao. v., aorte ventrale avec les valvules du bulbe; — f., foie; — l. br., lame branchiophore; — my., myotome; — o., oreillette; — pér., péricarde; — s. v., sinus veineux avec les valvules sinu-auriculaires; — v., ventricule avec les valvules auriculo-ventriculaires.

chiale. Chez les embryons très jeunes de Lamproie, le coelome se prolonge en avant sous le pharynx branchial comme chez les Poissons, bien qu'il soit plus étroit et ne renferme à ce niveau que l'artère branchiale et pas le cœur. Mais bientôt il se ferme dans toute l'étendue de la région branchiale et son extrémité craniale est formée par le dernier septum branchial; conséquemment la portion acelomique de la paroi ventrale de ces animaux est passablement différente de celle des Poissons. Il n'y a point ici de paroi pré-péricardique véritable consistant en une région limitée douée d'un accroissement propre et qui est comme le centre sur lequel viennent se grouper les extrémités

pharynx est en rapport avec la vie parasitaire de ces animaux qui n'ingèrent point de proies entières, mais simplement le sang de leurs victimes ou leur chair réduite en pulpe par leurs dents cornées, mode d'alimentation s'alliant bien avec la présence d'un pharynx étroit.

Cette intériorisation de l'appareil branchial permet en outre corrélativement l'extension des myotomes sur la région branchiale. Chez les Sélaciens la plupart des ébauches musculaires d'abord présentes dans la tête s'atrophient devant le développement de l'appareil branchial et celles qui persistent sont refoulées en partie caudalement par ce dernier; chez les Cyclostomes, au contraire, elles se développent largement et forment deux rangées de myomères, l'une dorsale, l'autre ventrale, séparées l'une de l'autre par la série des orifices branchiaux externes, contrairement au reste du corps où chaque myomère est continu du dos au ventre. De plus les segments ventraux de ces muscles qui devraient être aussi nombreux que les dorsaux sont cependant en nombre un peu moindre, ce qui est dû sans doute à la concurrence des myotomes voisins (GEGENBAUR).

Enfin une autre disposition de l'extrémité céphalique en corrélation avec ces changements, consiste dans l'exclusion totale du péricarde de la région branchiale.

ventrales des arcs branchiaux, mais la paroi accelomique placée cranialement au péricarde résulte au contraire d'un accollement secondaire de la paroi externe du corps à la paroi inférieure du pharynx par effacement du coelome. Elle est, dès cet accollement produit, aussi longue que la région branchiale elle-même et s'accroît ensuite exactement dans les mêmes proportions que cette dernière. Ces particularités s'allient en outre à des dispositions toutes spéciales du péricarde qui font réellement des Cyclostomes un type à part.

D. *Amphibiens*. — Les embryons des Amphibiens offrent dans le cours du développement six arcs viscéraux, mais le dernier n'est pas suivi d'une poche et se continue caudalement avec le tronc comme le fait le septième chez les Sélaciens pentanches. Toutefois cet arc arrive à un développement que n'atteint pas ce dernier et possède toujours un arc aortique. Il n'y a que cinq poches branchiales; la première, ou évent, ne s'ouvre jamais à l'extérieur, les quatre suivantes s'ouvrent toujours largement. Les arcs viscéraux ont un développement faible, ils se placent sur les côtés de l'extrémité céphalique, occupant seulement ses faces latérales et restant très éloignés, sauf les deux premiers, de la ligne médiane ventrale. Les troisième, quatrième et cinquième arcs portent à leur extrémité dorsale une petite papille qui ne tarde pas à grandir et à produire des ramifications en forme de plume formant les branchies externes. Ces dernières sont fort peu développées et très transitoires chez les Anoures, puissantes et de longue durée chez les Urodèles où elles constituent les seules parties respiratoires de l'appareil branchial. Chez les Anoures, elles sont remplacées par des houppes branchiales qui se développent sur la face latérale des arcs et sont par conséquent de nature ectodermique, de sorte que bien que cachées plus tard sous l'opercule et dites par opposition aux précédentes branchies internes, elles sont en réalité externes et ont une tout autre valeur morphologique que les lamelles branchiales des Poissons. L'opercule est une lame membraneuse qui part du bord caudal de l'arc hyoïdien et se développe en arrière, recouvrant les arcs branchiaux qu'il enferme dans une cavité branchiale. Le bord caudal de l'opercule se soude sur la plus grande partie de son étendue à la paroi du corps, ne laissant sur la face ventrale qu'un orifice peu étendu pour l'issue de l'eau qui traverse la cavité branchiale.

Chez les Anoures les arcs se développent peu et ne forment jamais, comme chez les Poissons, des pièces fortement arquées ou pliées en V; ils ne se suivent pas non plus d'avant en arrière sur une assez grande longueur de la paroi latérale de l'extrémité céphalique, mais ils se placent au contraire à peu près sur la même ligne transversale, le premier arc branchial (troisième viscéral) étant le plus en dehors, le quatrième (sixième viscéral) le plus en dedans. Les trois derniers arcs du même côté se réunissent entre eux à leurs extrémités dorsale et ventrale si bien que leur ensemble, comme le dit fort justement DUGÈS, représente à peu près de chaque côté un hémisphère creux un peu oblong ouvert en haut et parcouru par trois fentes parallèles entre elles, les fentes branchiales dirigées suivant sa plus grande longueur. Ces hémisphères forment sur les côtés du pharynx deux petites poches ovoïdes et ne jouent qu'un rôle très restreint dans la constitution des parois latérales de l'extrémité céphalique (voy. fig. 116, p. 213).

Chez les Urodèles les arcs branchiaux vrais du même côté ne sont pas réunis par leurs extrémités en une plaque unique, mais ils se placent également les uns en dedans des autres, plutôt qu'en arrière, de telle façon que la ligne déter-

minée par les extrémités internes des fentes branchiales est presque transversale. Les fentes viscérales, au lieu d'être percées latéralement comme chez les Poissons, se trouvent placées les unes en dedans des autres sur la paroi caudale du renflement de l'intestin pharyngien. Par conséquent, la région dérivée des arcs est peu étendue et ces derniers jouent un rôle insignifiant dans l'architecture du corps.

Du côté ventral les arcs sont très écartés les uns des autres, et le péricarde s'avance très loin cranialement sous le plancher du pharynx. Il ne se termine pas par une extrémité effilée comme chez les Poissons, mais par une paroi verticale qui limite caudalement la substance comprise entre le bord de la bouche et le coelome. Cette substance s'étend sur la longueur des deux premiers arcs, ce qui ne veut pas dire qu'elle soit formée par la confluence de ces arcs sur la ligne médiane. Elle répond à la paroi prépericardique et se comporte exactement comme cette dernière, c'est-à-dire s'accroît interstitiellement pendant le développement, en particulier au moment de la métamorphose, chez les Anoures, de sorte que l'extrémité craniale du péricarde sans avoir en rien reculé comme le montrent les rapports des arcs aortiques et du péricarde, est cependant plus éloignée du bord cranial de la bouche chez l'adulte que chez l'embryon.

§ 2. — Arcs viscéraux des Amniotes à la période d'état.

Par période d'état il faut entendre celle pendant laquelle les arcs viscéraux existent et sont reconnaissables comme tels. Elle s'étend depuis les premiers moments de l'existence de la tête jusqu'à la formation de la courbure nuchale inclusivement. Pendant toute cette période les arcs viscéraux présentent chez les Amniotes beaucoup plus d'uniformité que chez les Poissons, et on ne trouve point parmi eux des différences comparables à celles qui séparent les arcs des Sélaciens, des Téléostomes et des Cyclostomes.

Ils se développent sur les côtés de l'extrémité céphalique alors que la courbure apicale du cerveau est déjà formée, mais que la courbure nuchale n'a pas encore pris naissance. L'embryon présente alors une forme assez voisine de celle des embryons jeunes de Sélaciens, avec une série de petits arcs viscéraux qui diminuent de hauteur en allant d'avant en arrière. Ces arcs sont séparés les uns des autres en dehors par des sillons branchiaux externes bien marqués et en dedans par les poches branchiales dont l'extrémité latérale s'accrole au sillon en formant la membrane obturante. Toutefois les dernières poches, à partir de la quatrième inclusivement, n'atteignent pas l'ectoderme et ne forment pas de membrane obturante. De plus, là où elle existe, celle-ci ne se détruit pas et il n'y a par conséquent pas de fentes viscérales.

On observe généralement quatre arcs viscéraux visibles à l'extérieur et séparés les uns des autres par des sillons branchiaux bien nets. On a aussi parfois représenté, à la surface de l'extrémité céphalique sur les vues de profil, un cinquième arc à la suite des précédents; cet arc, s'il n'est pas toujours visible extérieurement, paraît exister d'une manière constante chez les Reptiles, chez les Oiseaux et se rencontre aussi chez certains Mammifères. VAN BEMMELEN a indiqué, le premier, il y a plus de vingt ans, la présence d'une cinquième poche branchiale et de six arcs aortiques chez les Reptiles et chez les Oiseaux. Cette cinquième poche existe aussi dans l'embryon de la Taupe, long de 4 mm. 7

(SOULIÉ et BONNE), et amène la formation d'un cinquième arc. Dans les embryons de Taupe de 6 mm. on trouve, d'après les mêmes auteurs, cinq arcs et cinq fentes; le cinquième arc est rudimentaire et renferme un arc aortique très grêle, de plus il existe un sixième arc aortique situé dans chaque bourrelet aryténoïdien. TOURNEUX et SOULIÉ ont observé la même disposition chez l'Homme et concluent qu'il existe chez les Mammifères six arcs et six poches branchiales.

Ces résultats concordent avec ceux d'autres auteurs qui ont trouvé six arcs aortiques, le cinquième étant représenté par des formations parfois très rudimentaires et de peu de durée (ZIMMERMANN, TANDLER), et l'on peut par conséquent admettre que le nombre typique des arcs des Amniotes, représentés au moins par leur arc aortique qui en est la partie la plus constante, est de six, le

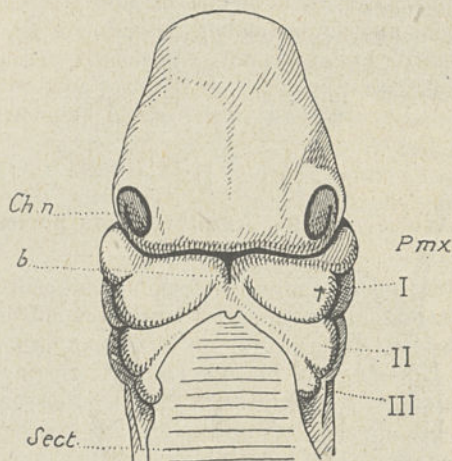


FIG. 52. — Embryon humain, fin de la quatrième semaine, pour montrer les arcs branchiaux, emprunté à KOLLMANN, d'après RABL.

b., bouche; — *ch. n.*, champ nasal; — *p. mx.*, prolongement maxillaire supérieur du premier arc; — *Sect.*, surface de section; — *I*, premier arc (mandibulaire); — *II*, deuxième arc (hyoïdien), *III*, troisième arc (premier branchial).

sixième arc ne se séparant pas du tronc par une poche branchiale, comme cela se voit déjà chez les Amphibiens. Si l'on se rappelle que le septième arc des Poissons ne porte jamais d'arc aortique, on verra qu'en somme le nombre des arcs pourvus de ce vaisseau est partout le même à partir des Sélaciens pentanches, et c'est là une constance des plus remarquables.

Au début, les arcs viscéraux sont d'autant plus écartés les uns des autres sur la ligne médiane ventrale qu'ils sont plus postérieurs. Par suite de cet écartement ils déterminent sur la face ventrale du pharynx un espace triangulaire à sommet cranial et à base caudale, le champ mésobranchial de His (champ mésobranchial interne de la présente description). Ventralement au champ mésobranchial s'étend la cavité péricardique ou cavité pariétale de His, qui est très développée et qui montre des rapports un peu particuliers.

Cette cavité s'avance jusqu'au niveau du bord caudal du premier arc, laissant entre elle et le bord caudal de la bouche une masse de substance répondant

à la paroi ventrale prépéricardique et qui réunit les deux premiers arcs l'un à l'autre. En arrière de la paroi prépéricardique, la paroi ventrale de la cavité pariétale, au lieu d'être formée par la somatopleure comme chez les Sélaciens, offre au début une constitution tout à fait particulière. En effet, la cavité

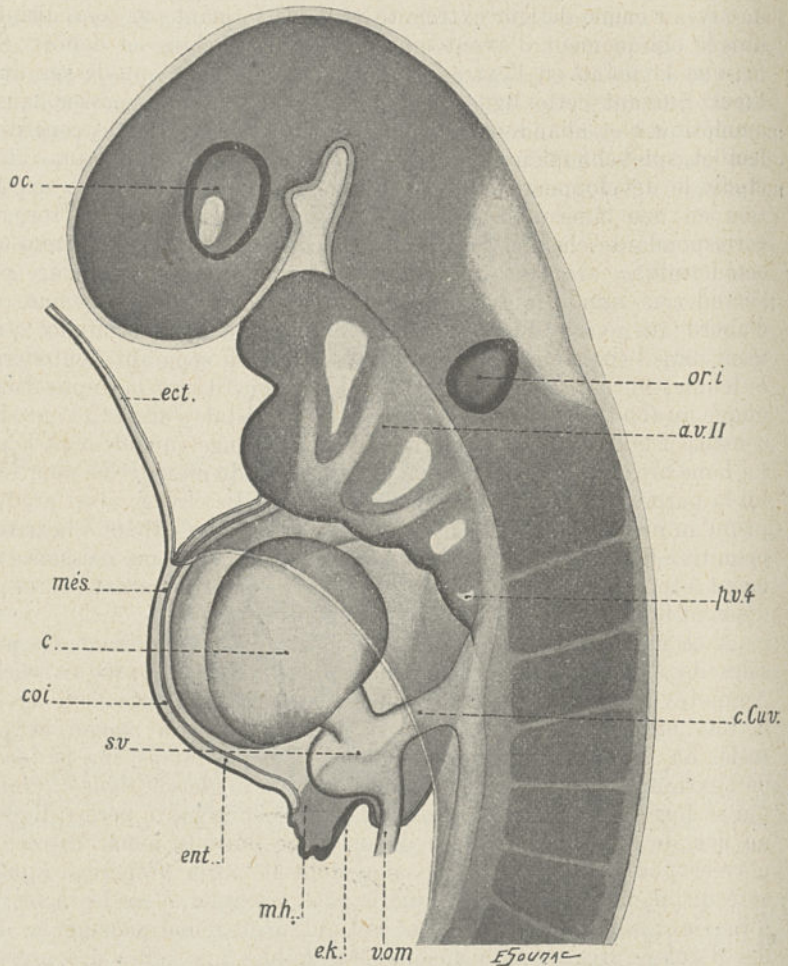


FIG. 53. — Embryon de Lapin de 10 jours, vu par transparence, la paroi ventrale un peu schématisée.

a. v. II, deuxième arc viscéral; — c., cœur; — c. Cuv., canal de Cuvier; — coi., coiffe cardiaque (formée par le mésoderme et l'entoderme au-devant du cœur); — ect., ectoderme du proamnios; — e. k., ébauche hépatique; — ent., entoderme; — p. v. 4, quatrième poche viscérale; — més., mésoderme de la coiffe cardiaque; — m. h., méso-hépatique antérieur; — oc., œil; — or. i., oreille interne; — s. v., sinus veineux; — v. om., veine omphalo-mésentérique.

pariétale consiste chez les Amniotes en une fente développée dans l'épaisseur de la lame fibro-intestinale de la paroi ventrale du cul-de-sac pharyngien et qui a pour paroi ventrale une lame formée par l'accrolement du feuillet ventral du mésoderme de la cavité avec l'entoderme sous-jacent, lame que l'on

appelle la *coiffe cardiaque*. Cette coiffe cardiaque se poursuit d'abord jusqu'au niveau du bord caudal du premier arc, et forme ainsi toute la paroi ventrale de la cavité péricardique. Au fur et à mesure que l'extrémité céphalique se dégage et que les arcs viscéraux se développent, l'ectoderme de ces arcs s'arrête au niveau même de leur extrémité ventrale formant par conséquent une ligne dirigée obliquement d'avant en arrière et de dedans en dehors. Cette ligne marque le point où l'extrémité céphalique est libre au-dessus du globe de l'œuf. Suivant cette ligne, l'ectoderme se relève pour passer dans les replis amniotiques et abandonne la paroi de la cavité pariétale constituée par le feuillet splanchnopleural, comme nous l'avons dit plus haut. TOURNEUX a étudié le développement ultérieur de cette paroi ventrale et sa transformation en une lame ecto-mésodermique analogue à celle qui forme la paroi correspondante chez les Sélaciens. Des coupes sagittales montrent que le repli ectodermique, siégeant au point où l'ectoderme embryonnaire passe dans l'ectoderme amniotique, forme un sillon, le *sillon amniotique*, qui, situé d'abord au niveau du bord caudal du stomodaeum, s'enfonce progressivement dans l'épaisseur de la coiffe cardiaque en séparant l'entoderme d'avec le feuillet fibro-intestinal. Des deux lames constituant la duplicature ectodermique au fond du sillon amniotique, la lame distale s'accôle à l'entoderme pour constituer une membrane didermique qui prolonge caudalement le proamnios. La lame proximale s'adosse au feuillet ventral du mésoderme pour former avec lui la paroi primitive du thorax (TOURNEUX). Le clivage ainsi produit s'étend jusqu'au niveau du point où le bourgeon hépatique adhère à la paroi ventrale primitive (coiffe cardiaque), en arrière du cœur; il donne naissance par conséquent à toute la portion de la paroi ventrale comprise entre la paroi pré-péricardique et l'ombilic. (Voy. pour ce dernier, p. 113.)

A ce moment, par suite de l'accroissement prépondérant des parties dorsales de l'embryon et en particulier du névraxe, se produit chez tous les Amniotes la *courbure nuchale* qui amène une très forte flexion ventrale de la tête et applique l'extrémité frontale de celle-ci contre la paroi ventrale. La courbure nuchale détermine en même temps sur la face ventrale de l'extrémité céphalique la production d'un angle vif, l'*angle cervico-ventral*, qui se forme entre la paroi pré-péricardique et la paroi péricardique. Celles-ci au lieu de se continuer l'une dans l'autre dans la même direction se sont ployées pour former un angle aigu dont la paroi pré-péricardique forme le côté distal, la paroi péricardique le côté proximal. Vers la même époque se forme le *sinus précervical* de HIS. Cet auteur fit remarquer que les dimensions des derniers arcs étant beaucoup plus faibles que celles des premiers, et la largeur de la coupe transversale du corps à leur niveau étant aussi moins grande qu'elle ne l'est pour les deux premiers arcs, ces derniers surplombent les troisième et quatrième arcs, qui se trouvent ainsi enfoncés dans une sorte de sinus d'abord largement ouvert, le sinus précervical. Bientôt le deuxième arc, se développant davantage par son bord caudal, recouvre l'ouverture du sinus, passe au devant des derniers arcs et, venant se souder à la paroi thoracique, ferme le sinus. RABL a critiqué l'expression « précervical » qu'il remplace par celle de cervical; en outre, il a fait remarquer que RATHKE avait déjà signalé ce prolongement de l'arc hyoïdien sur les derniers arcs viscéraux et l'avait comparé fort justement au prolongement operculaire de l'arc hyoïdien des Poissons. Depuis, cette manière de voir est communément acceptée et l'on admet que les deux derniers arcs viscéraux placés au fond du sinus précervical

ou cervical sont recouverts par l'opercule de l'arc hyoïdien, dont le bord caudal se soude à la paroi du corps, fermant complètement le sinus qui disparaît plus tard. Le sinus précervical se rencontre chez tous les Amniotes.

Pendant que s'effectuaient ces changements, d'autres transformations importantes se sont produites dans la région branchiale. Sur le plancher du pharynx on ne trouve plus le champ mésobranchial interne du début, qui a disparu comme si les extrémités ventrales des arcs s'accroissant et se rapprochant graduellement de la ligne médiane l'avaient réduit à une rainure en forme d'Y renversé à laquelle aboutissent de part et d'autre les fentes branchiales. Le plancher de la bouche présente alors une forme assez compliquée : les deux premiers arcs sont soudés, sur la rainure sagittale qui sépare leurs deux moitiés se trouve le *tubercule lingual* en arrière duquel les deux moitiés du troisième arc confluent sur la ligne médiane. Caudalement au troisième arc les deux moitiés du quatrième convergent en avant de l'orifice glottique. On considère

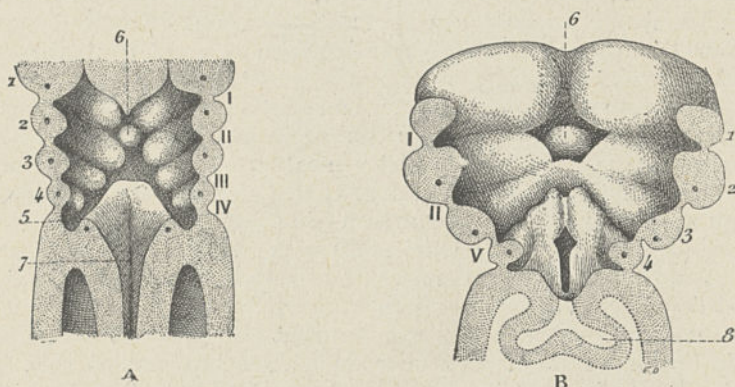


FIG. 54. — Paroi antérieure de l'excavation bucco-pharyngienne sur des embryons humain de 3 mm. 2 (A, gr. 38/1) et de 4 mm. 25 (B, gr. 30/1) vue par sa face postérieure (d'après His).

I, II, III, IV, fentes branchiales; — V, sinus précervical comprenant les 3^e et 4^e sillons ectodermiques.

1, 2, 3, 4, arcs branchiaux avec les arcs aortiques correspondants; — 5, fundus branchialis; — 6, tubercule impair de la langue; — 7, orifice du larynx; — 8, ébauche pulmonaire.

généralement les saillies de la surface ventrale du pharynx comme formées par la partie ventrale des arcs, mais cela est inexact. Un arc comprend un axe mésodermique revêtu par l'entoderme sur sa face interne, par l'ectoderme sur sa face externe; or les saillies du plancher du pharynx ne présentent aucun revêtement ectodermique et sont limitées ventralement par le coelome. Elles répondent simplement à des reliefs de la paroi ventrale du pharynx qui, en dehors de leur présence, est en tout comparable à la même paroi existant chez les Sélaciens au-dessus du péricarde. Les arcs ne s'avancent point vers la ligne médiane; le bord ventral de ceux d'un côté est encore très éloigné de celui des arcs du côté opposé, et ces bords dessinent sur la face externe de l'embryon un triangle mésobranchial externe à sommet cranial, comme chez les embryons des Sélaciens, et qui persiste sans changements tant que les arcs gardent leur structure et leur forme d'arc.

Le triangle mésobranchial externe forme une partie de la paroi primitive du thorax dont son sommet marque le point le plus élevé. Ce point peut être con-

sidéré comme fixe. En effet, il coïncide à peu près avec le sommet de l'angle cervico-ventral; or celui-ci est formé de deux côtés ayant chacun un rôle différent : le côté distal qui fournira la région infra-maxillaire, le côté proximal qui donnera la paroi thoracique. Le cou se développera entre ces deux régions. Le sommet de l'angle, ou plutôt le point où derrière lui s'arrête le coelome, constitue le sommet de la cavité thoracique primitive. Celui-ci est placé caudalement à la paroi prépéricardique qui ne dépasse pas au début le territoire du premier arc. Les arcs suivants (hyoïdiens) sont placés un peu plus en arrière et plus latéralement, ils ne viennent pas jusqu'à la ligne médiane et ainsi de suite des suivants, de telle sorte que la paroi thoracique primitive a dans sa portion moyenne la forme d'un triangle dont les bords latéraux sont formés par les lignes convergentes en avant des paires branchiales successives. A cause de cette convergence des arcs le coelome s'avance d'autant plus cranialement qu'on examine une coupe passant plus près du plan sagittal.

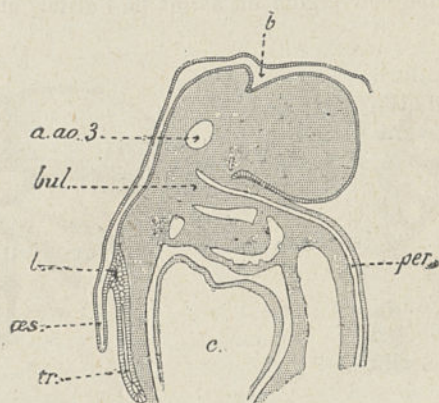


FIG. 55. — Coupe sagittale d'un embryon de Lapin de 12 jours.

a. ao. 3, troisième arc aortique; — b., bouche; — bul., bulbe cardiaque; — c., cœur; — l., orifice laryngé (la coupe est tangentielle à cet orifice); — œs., œsophage; — pér., péricarde; — tr., trachée.

L'extrémité craniale du coelome est placée chez les embryons des Amniotes vis-à-vis du sommet de l'angle cervico-ventral, et s'arrête entre le troisième et le quatrième arc aortiques. Il y a, comme chez les Sélaciens, une paroi prépéricardique dont la limite caudale est placée vis-à-vis du bord caudal du premier arc, ou un peu en arrière, empiétant légèrement sur le second; mais le contenu de cette paroi a changé, si l'on peut s'exprimer ainsi, ou le bourrelet situé en dessus de l'angle cervico-ventral contient maintenant quelque chose de plus qu'au stade précédent. En effet, le mouvement de glissement en avant qui se produit avec tant d'intensité plus tard sur le plancher du pharynx a déjà commencé, il a poussé dans le sens cranial le mésoderme du deuxième arc avec l'arc aortique qu'il renferme et l'a amené au-devant de l'extrémité craniale du péricarde qui est pourtant toujours placée à peu près exactement derrière le premier arc. Cet accroissement qui fait chevaucher en partie le second arc sur le premier se comprend aisément, si l'on songe que, par le fait même de la formation de la courbure nuchale, le plancher du pharynx, lorsqu'il s'accroît, doit forcément déborder la cavité du péricarde sur laquelle il se moule, car la voûte

du péricarde et le plancher du pharynx formant deux courbes concentriques, le pharynx, qui est la courbe externe, doit avoir un accroissement plus grand que la cavité coelomique, et les chevauchements indiqués doivent se produire. Par ce glissement il arrive que la paroi prépéricardique, bien que ne s'étendant pas en arrière sur le domaine de plusieurs arcs, comme elle le fait chez les Sélaciens, et restant au contraire à peu près dans les limites du premier arc, renferme cependant, comme chez les Poissons, un certain nombre d'arcs aortiques (trois chez les Mammifères) qui viennent se loger dans son épaisseur.

Comme chez les Poissons, la paroi prépéricardique s'accroît intercalairement. Seulement ici, à cause de la courbure nuchale et de l'enroulement du plancher du pharynx autour de la cavité péricardique, cet accroissement offre des caractères particuliers et amène cette sorte de chevauchement du territoire correspondant au deuxième arc aortique au-devant de l'extrémité craniale du coelome.

Les embryons des Amniotes présentent donc à un moment donné l'aspect indiqué (fig. 55). La courbure nuchale est formée, la paroi ventrale du péricarde s'attache au bord caudal de la paroi prépéricardique formant avec elle l'angle cervico-ventral. Le coelome s'avance derrière cet angle jusque devant le groupe formé par les derniers arcs aortiques, s'arrêtant dans l'intervalle compris entre le troisième et le quatrième. Il n'y a pas de cou. Ce dernier va se produire bientôt, mais avant d'étudier sa formation, il importe de dire quelques mots des organes annexes à la région branchiale.

§ 3. — Annexes et dérivés branchiaux.

Le terme de dérivés branchiaux, souvent appliqué en bloc à toutes les glandes de la région branchiale, prête à une confusion regrettable. S'il veut dire simplement que ces organes dérivent de l'épithélium des poches branchiales ou du pharynx, il est acceptable, mais comme certains de ces organes sont aussi des dérivés branchiaux en ce sens qu'ils résultent d'une transformation des poches, on voit la confusion qui peut se produire et qui a conduit quelquefois à regarder ces organes comme le terme ultime de l'évolution de l'appareil branchial, ce qui est absolument faux. Il faut donc distinguer deux choses : 1^o les organes annexes de la région branchiale qui existent toujours lors même que les poches branchiales présentent leur complet développement, et par conséquent avant toute transformation de ces dernières ; tels sont la glande thyroïde et le thymus ; 2^o les dérivés branchiaux qui succèdent à la transformation des poches, soit qu'ils dérivent de leur épithélium ramassé en corpuscules spéciaux lors de la fermeture de branchies ayant fonctionné (corpuscules épithéliaux des Amphibiens), soit qu'ils prennent naissance sur une poche branchiale rudimentaire et ne donnant jamais de lamelles respiratoires (glandes parathyroïdes des Amniotes), soit enfin qu'ils représentent une poche branchiale n'ayant jamais servi à la respiration (corps post-branchiaux des Sélaciens).

1^o *Thyroïde*. — Le corps thyroïde dérive sans doute de la gouttière hypobranchiale ou *endostyle* des Prochordés. On sait que chez l'Amphioxus l'intestin branchial est représenté par une vaste poche cylindrique dont les parois latérales, percées d'une infinité de trous, constituent un treillis à mailles allongées dans le sens dorso-ventral, et dont les travées principales orientées dans ce même sens peuvent être considérées comme des arcs branchiaux simples.

L'intestin branchial présente deux gouttières longitudinales, contenues dans le plan sagittal, l'une dorsale et l'autre ventrale. La ventrale est la plus profonde, elle est tapissée par un épithélium cylindrique haut, présentant en certains points des cils vibratiles, dans d'autres points des cellules à mucus. Cette gouttière forme l'endostyle.

L'endostyle se termine en arrière en cul-de-sac. En avant il se continue dans deux bandes ciliées qui s'écartent l'une de l'autre, embrassent les côtés de

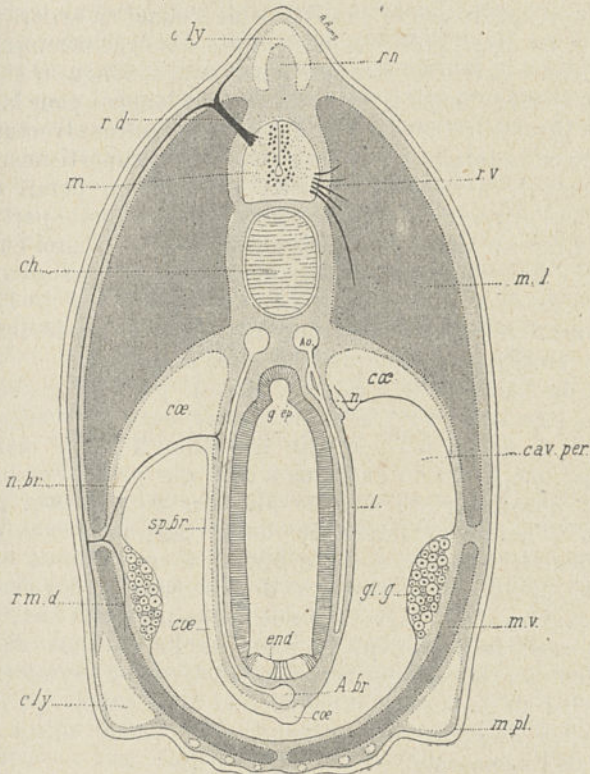


FIG. 56. — Coupe transversale schématique d'*Amphioxus*.

A. br., artère branchiale; — Ao., aorte; — cav. pér., cavité péribranchiale; — ch., chorde; — c. ly., cavité lymphatique; — cœ., cœlome; — end., endostyle; — g. ép., gouttière épipharyngienne; — gl. g., glande génitale; — l., languette branchiale; — m., moelle; — m. l., muscles latéraux; — m. pl., métapleure; — m. v., muscles ventraux; — n., néphridie; — n. br. nerf branchial; — r. d., racine dorsale; — r. n., rayon de nageoire; — r. v., racine ventrale; — sp. br. septum branchial.

l'intestin branchial le long de son extrémité antérieure et, après avoir contourné cette dernière, viennent se continuer dans la gouttière dorsale ou épibranchiale; celle-ci est beaucoup moins profonde que la précédente, tapissée d'un épithélium beaucoup moins haut, quoique cilié, et constitue en somme un organe beaucoup moins volumineux que l'endostyle. La gouttière épibranchiale se continue en arrière jusqu'au niveau de l'orifice de l'intestin dans la cavité branchiale, passant directement dans cet orifice lui-même.

Il existe chez les Ammocètes (larves des Lamproies) un organe qui rappelle d'assez près l'endostyle. Ces animaux possèdent en effet, dès l'état embryonnaire, un diverticule épithélial de leur intestin branchial placé exactement sur la ligne médiane ventrale et regardé par DOHRN comme une paire de poches branchiales déplacées et réunies entre elles. Au début ce diverticule, situé immédiatement en arrière du second arc branchial, s'ouvre largement dans le pharynx. Plus tard son orifice se rétrécit et il ne communique plus avec la cavité branchiale que par une ouverture étroite, placée à peu près au niveau du troisième arc, tandis que la cavité du diverticule s'étend en arrière jusque vers le cinquième arc. Ce diverticule présente ensuite des épaisissements de sa paroi disposés en bandes parallèles étendues dans toute sa longueur et qui en arrière se replient en spirale comme si elles étaient trop longues pour la cavité qui les renferme. Ces bandes épithéliales ont à peu près la même structure que la paroi de la gouttière endostyloïde, et l'organe auquel elles appartiennent a été depuis longtemps comparé à l'endostyle. Cette comparaison paraît d'autant plus justifiée que de l'orifice médian de l'organe de l'Ammocète part une gouttière ciliée qui se dirige en avant et arrivée au niveau de la paroi antérieure de la première poche branchiale, se bifurque et se continue dans deux sillons ciliés qui, comme ceux de l'Amphioxus, contournent les côtés de l'intestin branchial et viennent se rejoindre de nouveau sur la ligne médiane dorsale pour se poursuivre en arrière jusque dans l'orifice intestinal.

L'organe de l'Ammocète n'est évidemment pas une glande thyroïde, il n'en a pas la structure, car c'est une glande ouverte, contrairement à la thyroïde et il ne donne pas non plus naissance à de la matière colloïde, mais il occupe une situation analogue à celle que présentera plus tard cette glande. Il est en effet placé dans le plancher de l'intestin pharyngien et constitue tout d'abord un diverticule de sa partie craniale, ouvert immédiatement en arrière du premier arc branchial, exactement comme la première ébauche de la glande thyroïde dans l'embryon des Vertébrés supérieurs. De plus, lorsqu'une thyroïde vraie se forme chez la Lamproie, pendant la métamorphose, la prétendue thyroïde de l'Ammocète disparaît et les vésicules à contenu colloïde qui représentent le corps thyroïde sont alignées sous le plancher de l'intestin branchial à la place même qu'elles devraient occuper si elles dériveraient directement des bandes ciliées de l'appareil endostyloïde de l'Ammocète.

La thyroïde vraie se montre d'une manière constante à partir des Poissons. Chez les Sélaciens elle apparaît sous la forme d'un diverticule impair de la paroi ventrale de l'intestin pharyngien, situé exactement dans le domaine du premier arc branchial. Ce diverticule prolifère perd sa continuité avec l'épithélium pharyngien et forme finalement une masse assez considérable, mal limitée périphériquement, de cordons épithéliaux moniliformes qui s'égrènent peu à peu en vésicules épithéliales à contenu colloïde. Cette masse forme la glande thyroïde qui vient se placer dans la bifurcation craniale de l'aorte ventrale et conserve ce rapport avec cette dernière pendant toute la vie, la suivant en arrière lorsqu'elle y est reportée, au moins d'une manière relative, par l'accroissement prépondérant des parties situées en avant d'elle. La glande thyroïde des Sélaciens est donc impaire, unique, et dérive d'une seule ébauche placée sur la face ventrale de l'intestin pharyngien à sa partie rostrale.

Chez les Amphibiens cette glande prend son origine aux dépens d'une ébauche identique à la précédente, mais le tissu de la glande se subdivise plus

tard en deux masses distinctes qui se placent chacune sur les côtés de la ligne médiane et qui forment deux thyroïdes paires contrairement au cas précédent.

L'origine de la thyroïde des Amniotes a été pendant quelque temps comprise d'une manière un peu différente. On pensait que cette glande dérivait de plusieurs ébauches distinctes, à savoir : 1° une ébauche médiane et impaire placée à la partie antérieure de la paroi ventrale de l'intestin pharyngien, et comparable à l'ébauche unique de la thyroïde des Ichthyopsidés; 2° de deux ébauches latérales paires formées par la quatrième poche branchiale. On sait que chez les Amniotes les arcs postérieurs (troisième et quatrième) ne s'accroissent pas en hauteur et que leurs poches restent par conséquent très peu étendues dans le sens dorso-ventral. Mais leur extrémité latérale se divise en deux prolongements très rapprochés l'un de l'autre, un prolongement dorsal et un prolongement ventral. C'est ce dernier qui, dans la quatrième poche, fournissait l'ébauche thyroïdienne latérale, qui, pensait-on, venait s'unir à l'ébauche impaire pour former une partie du tissu thyroïdien. Les recherches de SOULIÉ et VERDUN ont montré que le rôle de ces prétendues ébauches paires dans la constitution de la thyroïde définitive était nul. Peut-être les prétendues ébauches latérales de la thyroïde répondent-elles aux corps post-branchiaux dont on parlera plus loin. En tous cas le corps thyroïde des Amniotes dérive, comme celui des Ichthyopsidés, d'un seul bourgeon impair et médian. Il peut se subdiviser du reste, comme c'est déjà le cas chez les Amphibiens, en deux moitiés placées de chaque côté de la ligne médiane et former chez les Oiseaux et chez les Reptiles deux thyroïdes paires au lieu d'un corps impair comme chez l'Homme et la plupart des Mammifères.

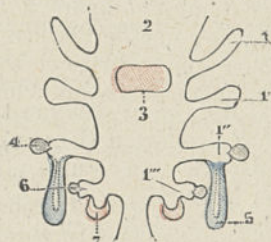


FIG. 57. — Organes annexes des poches branchiales chez les Mammifères (d'après DE MEURON, modifié).

1, 1', 1'', 1''', première, deuxième, troisième et quatrième poches branchiales; — 2, pharynx; — 3, ébauche impaire du corps thyroïde; — 4, glandule thyroïdienne; — 5, ébauche du thymus; — 6, glandule thyroïdienne; — 7, ébauche paire du corps thyroïde.

2° *Thymus*. — Le thymus est un organe annexe des poches branchiales, car il existe aussi bien chez les animaux qui conservent ces poches pendant toute la vie, que chez les autres. Il se forme par une prolifération de l'épithélium du bord dorsal et médial des poches branchiales. Toutes les poches branchiales, sauf la première (évent), forment ainsi des bourgeons épithéliaux pleins qui se placent en dedans de leur angle dorsal et interne au voisinage immédiat de la veine jugulaire. Ces masses épithéliales pleines sont transformées ensuite en amas lymphoïdes volumineux, qui, chez les Poissons osseux où les arcs branchiaux sont plus rapprochés les uns des autres, confluent en une masse unique placée sur le côté dorsal des arcs dans la voûte de l'intestin branchial et en particulier dans sa partie caudale.

Chez les Amniotes le thymus se développe également aux dépens des poches branchiales. Il naît, chez les Reptiles, du prolongement dorsal des deuxième et troisième poches, chez le Poulet il dérive des mêmes prolongements, mais principalement de celui de la troisième poche et accessoirement de la quatrième. Chez les Mammifères enfin il est formé au contraire par le prolongement ventral de

la troisième poche. Chez tous les Amniotes, du reste, toutes ces poches branchiales ne fonctionnent jamais pour la respiration et sont très peu développées dans le sens dorso-ventral. Le thymus est donc chez eux plutôt un dérivé qu'une annexe des poches branchiales; ou, pour parler encore plus exactement, l'ébauche du thymus et celle des autres glandes que l'on trouve sur la même poche représentent tout ce qui reste de celle-ci chez les Amniotes, et expliquent par leur présence la conservation momentanée de la poche branchiale, qui dans ses autres parties, dans sa partie respiratoire notamment, ne fonctionne jamais et n'a plus de raison d'exister.

Né de ces diverses sources ou bien de la source unique qu'on lui connaît chez les Mammifères, le thymus forme un organe lymphoïde allongé qui reste pair chez la plupart des Vertébrés. Chez les Oiseaux, chacun des deux thymus se divise en nodules distincts, souvent pris à tort pour des ganglions lymphatiques. Chez les Mammifères ils restent entiers et même se fusionnent en une masse d'apparence unique placée à la face ventrale du cou, au-devant du péricarde (Homme). Le thymus est un organe lymphoïde d'autant plus important qu'il est le plus ancien et le premier formé de tous les organes de cette nature, et joue comme tel un rôle capital dans la production des leucocytes chez l'embryon (BEARD). Persistant pendant toute la vie chez les Ichthyopsidés, il a une durée plus courte chez les Amniotes et particulièrement chez les Mammifères où il s'atrophie de très bonne heure et manque totalement chez les adultes ou n'est représenté que par des reliquats fibro-graisseux. Sa brève durée chez les Mammifères est compensée par le développement énorme de leurs autres organes lymphoïdes (follicules et ganglions lymphatiques).

3° *Parathyroïdes, Corps post-branchiaux, Corpuscules épithéliaux.* — En dehors de ces deux grands organes, thyroïde et thymus dont l'origine est bien connue et dont les homologues sont faciles à établir chez les différents Vertébrés, il existe auprès de l'intestin branchial des organes dont la nature est plus énigmatique et les homologues plus douteuses; ce sont les glandules parathyroïdes, les corps post-branchiaux et les corpuscules épithéliaux.

Les glandules parathyroïdes sont de petits organes qui dérivent des deux dernières poches branchiales chez les Mammifères, où elles apparaissent comme deux diverticules de la branche dorsale de ces poches, situées par conséquent pour la troisième poche en face du diverticule ventral qui va former le thymus, et pour la quatrième poche également en face d'un diverticule ventral plus petit, la prétendue ébauche thyroïdienne paire des anciens auteurs. Ces petits diverticules dorsaux de la troisième et de la quatrième poche s'en séparent et forment deux petites glandules closes qui s'unissent plus ou moins étroitement au corps thyroïde chez les Mammifères et constituent les glandules parathyroïdiennes découvertes par SANDSTRÖM.

Chez les Oiseaux il en existe au moins une paire formant deux glandes bien développées, voisines des thyroïdes paires mais indépendantes cependant de ces dernières. Elles dérivent sans doute de la quatrième poche.

Le nom de corps post-branchiaux a été donné par MAURER à des corps glandulaires singuliers découverts par VAN BEMMELN chez les Sélaciens et auxquels cet auteur avait donné le nom de *corps supra-péricardiques*. Les corps supra-péricardiques sont de petites glandes, paires chez les Raies, développées d'un côté seulement chez les Squales, et munies d'un canal excréteur qui débouche dans la paroi ventrale du pharynx en arrière de la dernière poche branchiale.

Ces glandes, très petites, sont tout entières contenues dans l'épaisseur de la muqueuse pharyngienne qui repose à ce niveau sur le cartilage cardio-branchial. Ce dernier forme le toit de la cavité péricardique, et ainsi se justifie la dénomination imposée à ces corps par VAN BEMMELEN. Cet auteur considèrerait la petite invagination de l'entoderme pharyngien qui leur donne naissance comme une dernière poche branchiale atrophiée qui ne parviendrait pas jusqu'à l'ectoderme. Les corps supra-péricardiques manquent seulement chez *Heptanchus* et chez les Téléostéens. Leur signification est encore douteuse. Divers auteurs, considérant la prétendue ébauche latérale de la thyroïde comme une poche branchiale rudimentaire plus caudale, accolée à la quatrième poche faisaient remarquer que, s'il en est ainsi, il existe toujours, en arrière de la dernière poche développée chez l'embryon, un rudiment de poche de rang plus reculé, et qui correspondrait aux corps supra-péricardiques. Ceux-ci ne sont donc pas une transformation de la dernière poche de la série ordinaire, mais proviennent de rudiments branchiaux situés en arrière de la dernière poche branchiale, quelle qu'elle soit, aussi bien la quatrième chez les Mammifères, la cinquième (sixième viscérale) chez les Squales pentanches et les Sauropsidés, que la sixième chez les Chimères, d'où leur nom de *corps post-branchiaux* (MAURER). La découverte d'une cinquième et d'une sixième poches branchiales chez les Mammifères ne concorde pas avec ces vues, et l'homologie de ces corps ne peut encore être établie.

Enfin, il faut citer comme dérivés branchiaux les *corpuscules épithéliaux* de MAURER qui se forment pendant la disparition des fentes branchiales chez les Amphibiens. La transformation des arcs viscéraux, au moment du passage à la respiration aérienne, est assez simple. L'appareil filtrant qui garnissait en dedans les fentes, s'atrophie et disparaît; les fentes rapprochent leurs bords qui se soudent et ainsi disparaissent les perforations latérales du pharynx. En même temps au niveau des soudures l'épithélium des poches forme les nodules épithéliaux décrits par MAURER sous le nom indiqué ci-dessus et qui fonctionnent sans doute comme glandes closes, mais dont il est difficile de déterminer le rôle et les homologies. Pour certains auteurs les corps épithéliaux répondraient aux glandules parathyroïdes des Mammifères (WIEDERSHEIM).

§ 4. — Transformations de la région branchiale chez les Amniotes. Formation du cou.

La période d'état, pour les arcs viscéraux, dure jusqu'à l'achèvement de la courbure nuchale. Celle-ci produite, on reconnaît encore les arcs lorsque la tête est fortement infléchie et le front appliqué contre la cavité pariétale. Il n'y a pas encore de cou. Mais cet état dure peu et le cou apparaît bientôt, la tête se soulevant en masse au-dessus de la cavité pariétale et se dégageant peu à peu du tronc. La formation du cou ne résulte pas, comme on pourrait le penser, de la simple déflexion de la courbure nuchale, car le cou existe déjà avant le redressement de cette dernière; elle est produite essentiellement par l'accroissement intercalaire d'une zone de substance placée cranialement à la cavité péricardique, dans la partie postérieure ou caudale de la paroi prépéricardique. Cet accroissement entraîne la formation d'une région, visible dans la fig. 59 sous l'aspect d'un cône de substance interposé entre le sommet de l'angle cervico-ventral et l'extrémité du péricarde, qui paraît avoir reculé d'autant.

La condition première du développement du cou réside dans la formation de la courbure nuchale qui a une grande importance sur le développement de la région branchiale et qui résulte elle-même de l'accroissement prépondérant de la partie dorsale entraînant des glissements de cette dernière au-dessus des parties ventrales déjà ébauchées.



FIG. 58. — Embryon humain de 7,5 millimètres, d'après His.

et à la production prolongée de somites par la ligne primitive, qui entraîne la formation de la courbure nuchale. Il se produit ensuite un accroissement propre des métamères de cette région, et c'est ce dernier qui soulève la tête au-dessus de la cavité pariétale, l'entraînant en avant du tronc qui en est ainsi séparé. Cet accroissement des somites porte surtout sur la moitié dorsale du corps, sur l'*episoma* dans lequel ils sont encore cantonnés; il est sensiblement égal pour chaque métamère comme le prouve la distribution régulière des branches dorsales des nerfs rachidiens, toutes équidistantes et parallèles entre elles, c'est-à-dire rangées régulièrement comme les métamères auxquelles elles appartiennent. Dans la partie ventrale cet accroissement est, au contraire, inégalement distribué et se fait exclusivement dans une zone placée en avant de l'extrémité craniale du péricarde, dans la partie caudale de la paroi prépericardique.

La situation précise de la zone qui s'accroît est facile à déterminer par la considération des arcs aortiques, comme on le verra plus loin. Pour le moment,

Ainsi que l'a montré His, les somites cervicaux qui ont d'abord chez les tout jeunes embryons une situation très reculée par rapport à la cavité pariétale et à la tête, glissent peu à peu en avant vers cette dernière. Dans un embryon humain de 3,2 millimètres, le premier somite est en arrière de l'extrémité craniale de la cavité pariétale, mais par le glissement qui se produit, il le dépasse peu à peu, si bien que dans un embryon de 13,8 millimètres, le sommet de la cavité pariétale correspond au septième somite. C'est ce glissement en avant des somites lié lui-même à l'accroissement très précoce de la région dorsale, dû surtout à l'accroissement du névraxe

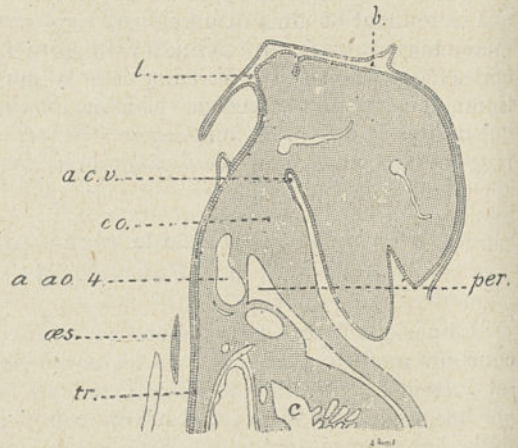


FIG. 59. — Coupe sagittale d'un embryon de Lapin de 13 jours.

a. ao. 4., quatrième arc aortique; — a. c. v., angle cervico-ventral; — b., bouche; — co., cou; — l., orifice laryngé; — es., oesophage; — pér., péricarde; — tr., trachée.

il suffit de dire que la substance fournie par la paroi prépericardique étirée représente la majeure partie des parois ventro-latérales du cou. La portion de ce dernier répondant aux arcs viscéraux est insignifiante.

En effet, ces arcs qui forment à un moment donné deux séries divergentes sur les côtés de la cavité pariétale ne s'accroissent point pendant que tout grandit autour d'eux; leur hauteur dorso-ventrale ne s'augmente pas. De plus les trois derniers au moins perdent leur individualité, leurs différentes parties se disloquent et sont transportées plus ou moins loin les unes des autres.

Les poches branchiales de ces arcs qui ont perdu leurs relations avec l'ectoderme, lorsqu'elles vont engendrer les bourgeons épithéliaux destinés à former les annexes ou les dérivés branchiaux, se sont portées cranialement vers le plancher de la bouche. Les arcs aortiques correspondants (quatrième et sixième) se sont, au contraire, portés caudalement, se séparant ainsi de leurs arcs respectifs. Et cette dislocation des arcs sera encore plus complète si nous envisageons le squelette qu'on leur attribue et qui occupe une position intermédiaire entre celle des dérivés entodermiques et celle des arcs aortiques qui s'enfoncent de plus en plus dans la cavité thoracique. Les éléments du troisième arc ne sont pas eux-mêmes à l'abri de ce démembrement, son arc aortique remonte évidemment avec l'ascension de la colonne cervicale, sa poche entodermique suit cette ascension, sa paroi ectodermique au contraire est amenée par la formation du sinus cervical à une position plus caudale que celle de ses autres éléments. His a montré que cet arc se renverse en dehors et vient s'accoler à la paroi thoracique située en arrière de lui, se fixer par conséquent en un point qui est à peu près au niveau du quatrième arc aortique. Or ce dernier ne fait jamais partie du cou, puisque la première indication de celui-ci sur la face ventrale consiste dans un soulèvement au-dessus du quatrième arc aortique.

Cette dislocation montre bien que, contrairement à ce qui se passe chez les Poissons où les arcs branchiaux forment directement une partie importante des parois latérales de l'extrémité céphalique, ils ne jouent qu'un rôle insignifiant à ce point de vue chez les Amniotes, et surtout qu'ils ne conservent point leur individualité, qu'ils ne peuvent être retrouvés chez l'adulte sous la forme de zones consécutives placées les unes au-dessus des autres dans la longueur du cou et devenues indistinctes seulement par fusion de leurs bords. Ces zones dessinées par quelques auteurs n'ont rien à faire avec les arcs viscéraux; elles sont, en effet, fondées sur la présence de pièces squelettiques nées bien après la disparition des arcs et leur dislocation. Les derniers arcs viscéraux des Amniotes, qui répondent aux arcs branchiaux vrais des Ichthyopsidés, sont des formations transitoires dont les éléments se dispersent dans des territoires assez éloignés, de sorte que tout espoir de retrouver dans le cou des Amniotes des branchiomères consécutifs doit être abandonné.

Une des preuves les plus convaincantes du mode de formation qui vient d'être indiqué pour le cou des Amniotes est fournie, comme pour le développement des régions correspondantes des Ichthyopsidés, par les rapports des vaisseaux et de la cavité péricardique. L'aorte ventrale et les arcs aortiques qui lui font suite n'est point disposée, comme on le croirait d'après le schéma si longtemps classique de RATHKE, sous la forme d'un tronc médian bientôt bifurqué et donnant de chaque côté des vaisseaux distribués par paires équidistantes. Au début, il y a de chaque côté deux troncs principaux qui partent en divergeant du bulbe et qui comprennent chacun deux parties: une antérieure à direction craniale qui porte le premier et le second arcs

aortiques, une postérieure à direction inverse qui porte les trois derniers (troisième, quatrième, sixième); le cinquième, rudimentaire, peut être négligé. Cette disposition rappelle évidemment beaucoup celle des vaisseaux chez les Sélaciens. L'extrémité craniale du péricarde vient se placer au-devant du bulbe et

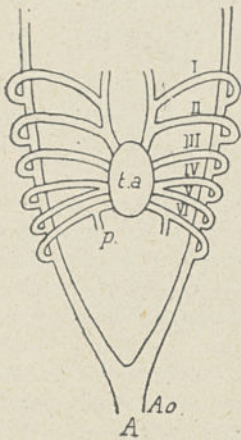


FIG. 60. — Schéma des arcs aortiques chez les Amniotes.

I à VI, premier à sixième arcs aortiques.

Ao., aorte; — p., artère pulmonaire; — t. a., tronc artériel.

s'arrête au niveau de l'extrémité du groupe postérieur, de telle façon que les trois derniers arcs aortiques sont très voisins d'elle. Lorsque se produit l'accroissement intercalaire de la portion ventrale du cou, la zone qui s'accroît peut occuper une situation un peu différente, ou bien elle est immédiatement au-dessus du groupe postérieur où elle se place entre le troisième et le quatrième arcs aortiques. Dans le premier cas, le cou est tout entier au-devant des trois derniers arcs qui restent intrathoraciques (Oiseaux, nombreux Reptiles) ainsi que les vaisseaux qui leur succèdent; dans le second, le cou est situé au-devant des deux derniers arcs aortiques qui restent seuls dans le thorax, le troisième étant reporté plus ou moins haut vers la tête (Mammifères et certains Reptiles). Mais, à part cette différence, le rapport important que le péricarde présente avec les deux derniers arcs aortiques à partir des Sélaciens est toujours conservé, et ces arcs sont toujours placés immédiatement à son contact. Comme chez les Sélaciens, les changements importants intervenus dans la partie ventrale de la région céphalique se sont produits par un accroissement intercalaire particulier d'une pièce spéciale du corps, la paroi prépericardique, dont le développement explique toutes les dispositions présentées par les vaisseaux branchiaux ou par les troncs d'origine du système artériel, et comme chez eux ces changements se sont effectués en avant de l'extrémité craniale du péricarde, qui reste en dehors de ce mouvement comme un point fixe.

Le cou est en somme une région spéciale aux Amniotes. Il est caractérisé à la fois par l'absence de coelome et par l'absence de parties latérales correspondant aux arcs viscéraux complètement développés comme ils le sont chez les Poissons. L'absence de ces parties latérales entraîne des rapports nouveaux entre les organes de cette région. Chez les Poissons l'aorte ventrale ou les artères branchiales sont situées à la partie ventrale du pharynx et les veines jugulaires sont placées dans sa partie dorsale, au-dessus de l'extrémité correspondante des arcs. Veines et artères sont donc séparées l'une de l'autre par toute la hauteur des arcs. Chez les Amniotes, au contraire, ces vaisseaux sont très rapprochés l'un de l'autre et la carotide primitive qui représente un des rameaux de l'aorte ventrale est même placée un peu en dedans de la jugulaire et dorsalement à elle. De même, le thymus localisé chez les Ichthyopsidés dans la partie dorsale de la région branchiale passe sur les côtés latéraux du cou chez les Amniotes ou même entièrement à sa face ventrale, en se soudant à celui du côté opposé, chez les Mammifères. Cette topographie nouvelle caractérise absolument le cou des Amniotes et permet de le définir suffisamment. Partout où manque le coelome et où la jugulaire côtoie la carotide primitive ou est pla-

cée près de la face ventrale, on peut dire que l'on a affaire au cou. Quant à la limite caudale de ce dernier, elle ne peut être définie, comme on le fait en anatomie topographique humaine, par un plan passant par la clavicule, l'acromion et l'épine de l'omoplate, ni même d'une manière plus générale, par un plan transversal passant par le bord cranial du membre pectoral, car le coelome se prolonge souvent en avant de ce plan, et la cavité du tronc se continue plus ou moins dans le cou topographique qui ne répond point dès lors au cou anatomique vrai, tel qu'il est défini par sa structure et par son développement. Inversement le cou peut se prolonger dans le tronc, c'est-à-dire se continuer caudalement au plan transverse pectoral, lorsque, comme chez les Crocodiles, il y a un fort recul du cœur en arrière et un retrait considérable de la cavité péricardique laissant subsister dans la première moitié du tronc, entre les deux cavités pleurales, une masse pleine accelomique, dans laquelle les gros vaisseaux et d'autres organes offrent les rapports qu'ils ont au cou. Toutes ces variations dans la limite craniale de la cavité générale par rapport au plan pectoral sont corrélatives à d'autres dispositions de l'architecture organique qui ne sont point les mêmes dans tous les groupes et ne peuvent être envisagées ici.

§ 5. — Résumé.

Des arcs viscéraux typiques s'observent dans les embryons des Gnathostomes; ces arcs sont très modifiés chez les Cyclostomes et doivent être mis à part. Là où ils présentent la structure la plus complète et le développement le plus dilaté, ces arcs, entièrement séparés les uns des autres par des fentes ouvertes conduisant de l'extérieur dans la cavité pharyngienne, offrent la constitution suivante : chacun d'eux comprend un axe mésodermique et une enveloppe épithéliale. L'axe mésodermique renferme : 1° un vaisseau, l'arc aortique qui établit l'union entre le tronc artériel, prolongement du cœur, placé ventralement à l'intestin, et l'aorte qui occupe par rapport à ce dernier une situation dorsale; 2° une cavité céphalique, source des muscles des arcs, placée en avant de l'arc aortique, et 3° un nerf, branche des Ve, VII, IX^e ou Xe paires, situé cranialement à la cavité céphalique. Le revêtement épithélial est formé par l'entoderme en dedans, par l'ectoderme en dehors. Ces arcs sont limités aux parois latérales de l'extrémité céphalique et n'empiètent pas sur la paroi ventrale de cette dernière. En effet, les deux premiers semblent se fusionner sur la ligne médiane, mais ils sont en réalité unis l'un à l'autre par une pièce médiane indépendante, la paroi ventrale prépericardique. Celle-ci s'étend d'abord seulement sur une faible longueur et ne dépasse pas le bord caudal du premier arc, en arrière duquel commence le coelome. Les extrémités ventrales des arcs suivants sont donc d'abord placées sur les bords de la cavité coelomique, qui détermine par sa présence la formation d'une paroi ventrale composée de deux parties superposées, la paroi ventrale du pharynx, et la paroi ventrale du corps ou paroi ventrale proprement dite. Les bords ventraux des arcs s'arrêtent sur l'angle formé par la réunion de ces deux parois, pharyngienne et somatique.

La cavité péricardique s'étend tout d'abord très loin, jusque vis-à-vis du premier arc; elle semble ensuite reculer et sa limite craniale correspond successivement aux deuxième, troisième, quatrième arcs chez les Poissons. Mais ce recul est purement apparent. Il est dû à un phénomène qui se retrouve chez tous les Gnathostomes, l'accroissement intercalaire de la portion de paroi

ventrale comprise entre le bord caudal de la bouche et l'extrémité craniale du péricarde (paroi prépericardique); seulement chez les Amniotes le mécanisme de cet accroissement est un peu modifié à cause de la courbure nuchale.

Si, pour déterminer le nombre des arcs viscéraux, l'on tient compte des arcs aortiques qui sont l'élément le plus constant de leur structure, on voit que ces arcs sont, depuis les Sélaciens pentanches, au nombre de six paires chez tous les Vertébrés Gnathostomes. Chez les Sélaciens pentanches et les Téléostomes, ils sont au nombre de six, laissant entre eux six fentes viscérales, dont cinq au moins sont ouvertes. On retrouve en arrière de la sixième fente un septième arc représenté seulement par son squelette, et qui n'est jamais limité caudalement par une fente viscérale.

A partir des Amphibiens, la sixième fente disparaît, de sorte que le sixième arc n'est pas limité en arrière, mais son existence est indubitable, car il possède à la fois un squelette et un arc aortique bien nets.

Chez les Reptiles on trouve encore six arcs viscéraux, mais le cinquième est peu développé et le sixième encore moins. Il est réduit à son arc aortique qui fournit comme chez les Amphibiens les artères pulmonaires.

Chez les Oiseaux et chez les Mammifères, il n'y a plus que quatre arcs viscéraux visibles extérieurement. Ils sont limités par quatre poches viscérales, la dernière est peu profonde et l'ectoderme, qui en forme le fond, ne s'accôle pas à l'ectoderme du sillon branchial correspondant pour donner une membrane obturante. Toutefois les cinquième et sixième arcs existent, représentés au moins par leurs arcs aortiques, et le cinquième même peut être limité par une petite poche viscérale. La réduction des arcs branchiaux porte donc, chez les Amniotes, plus sur le degré de leur développement que sur leur nombre, qui reste le même, quelque rudimentaires que soient les deux derniers.

Les arcs viscéraux des Amniotes représentent assez exactement ceux d'un embryon de Sélacien aux stades H, I, J, de BALFOUR, alors que tous les arcs ne sont pas encore développés. Mais, tandis que ces arcs subissent chez les Poissons un développement énorme, ils ne s'avancent pas chez les Amniotes, au moins pour ce qui regarde leur taille, au delà de ces premiers stades. Il est probable que la formation de la courbure nuchale est pour beaucoup dans l'arrêt du développement que présentent les derniers arcs. En les repoussant contre la cavité pariétale et en changeant leur direction primitive, la courbure nuchale arrête le développement en hauteur de leur poche, de même que son développement en profondeur est limité par l'impossibilité où elle se trouve d'atteindre l'ectoderme de plus en plus écarté sur les bords de la cavité pariétale dont il suit l'élargissement. Mais les arcs aortiques ne sont aucunement gênés par cette courbure et persistent.

Les troisième et quatrième poches viscérales, si elles ne s'allongent pas dorso-ventralement comme le font celles des Poissons, produisent néanmoins des annexes comme ces dernières et engendrent, par prolifération de leur épithélium, le thymus et les glandes parathyroïdes. Et il faut répéter encore ici que la production de ces organes n'est pas le résultat d'une transformation des poches, mais le simple développement d'organes qui leur sont normalement attachés.

Les arcs viscéraux des Amniotes sont donc tout à fait comparables à ceux des Poissons dans leurs premiers stades, mais ils en diffèrent beaucoup par leur développement ultérieur. Tandis que chez ces derniers l'arc produit surtout des feuillets branchiaux, répartis sur de grandes surfaces, chez les Amniotes il dé-

veloppe presque exclusivement son arc vasculaire. Les annexes branchiales sont les mêmes dans les deux cas et si la production du thymus est confiée à une seule poche chez les Mammifères, c'est sans doute parce que cet organe est suppléé dans sa fonction par les autres appareils lymphoïdes qui se développent d'une manière si exubérante chez ces animaux.

Le développement de l'appareil branchial est une éclatante confirmation de ce principe de VON BAER, que les embryons des animaux supérieurs ne ressemblent pas aux animaux inférieurs, mais aux embryons de ces animaux. Les arcs branchiaux d'un Mammifère ne rappellent pas du tout ceux d'un Sélacien ou d'un Téléostome, mais ceux d'un embryon très jeune de ces Poissons.

BIBLIOGRAPHIE

A. DORN. *Studien z. Urgeschichte*, etc. St. IV. Mittheil. zool. St. Neapel, Bd V, 1884. — W. HIS. *Anat. menschl. Embryonen*, Heft III, 1885. — LE MÊME. *Ueber d. Sinus præcervic.* Arch. f. Anat. und-Entwick. 1886. — VAN BEMMELN, *Die Visceraltaschen*, etc. Zoolog. Anzeig., 1886. — VERDUN, *Dérivés branchiaux chez les Vertébrés supér.*, Toulouse, 1898. — A. GÖTTE, *Ueber die Kiemen d. Fische*. Zeitschr. f. Wür. Zoologie, Bd LXIX, 1901. — F. MAURER. *Die Entwick. des Darmsystems*, Hand. d. verg. u. experim. Entwick. Lehre O. Hertwig's, Bd II, Th. 1, 1901. — F. TOURNEUX. *Note sur le développ. de la paroi prim. du thorax*, etc. Comptes rendus Assoc. Anat., 1902. — SOULIÉ et BONNE. *Sur les premiers stades du développ. du larynx*, etc. Comptes rendus Assoc. Anatom., 1907. — F. TOURNEUX et SOULIÉ. *Sur l'existence d'une cinquième et d'une sixième poches*, etc. Comptes rendus Soc. Biologie, T. LXIII, 1907. — L. VIALLETON. *Sur les arcs viscéraux et leur rôle topogr.*, etc. Archives d'Anat. microsc., T. X, 1908.

SECTION II. — LE TRONC.

§ 1^{er}. — Définition du tronc, ses limites, sa constitution.

Le tronc est cette partie du corps qui, chez l'animal achevé, renferme le coelome et contient la plupart des organes de la vie végétative. Pour le bien définir, il faut connaître les limites craniale et caudale du coelome. La première est la plus accidentée et la plus variable suivant les groupes. Son étude doit être faite tout d'abord chez les embryons des Sélaciens.

Chez un embryon de Torpille de 8 millimètres, l'extrémité craniale du coelome présente à considérer deux parties bien distinctes, l'une ventrale, l'autre dorsale. La partie ventrale s'avance sous le pharynx branchial jusque derrière la paroi prépericardique, formant une loge pour le cœur, la *cavité péricardique*, plus brièvement mais improprement dénommée *péricarde*, car ce nom est aussi employé pour désigner la membrane séreuse, distincte des parties voisines, qui chez les Amniotes enveloppe le cœur. La cavité péricardique n'est pas séparée pour le moment du reste de la cavité coelomique, cependant la cloison qui l'en isolera plus tard est déjà indiquée par un rudiment qui fait saillie à la face ventrale du sinus veineux. La limite craniale du coelome est située, dans la partie dorsale, derrière le dernier arc viscéral, car le coelome forme à ce niveau, de chaque côté de l'œsophage, un petit diverticule compris entre la paroi postérieure de la dernière poche branchiale et le canal de Cuvier, les *diverticules péri-œsophagiens*. Ces diverticules peu développés chez les Sélaciens ne tardent pas à disparaître par fusion des parois de l'œsophage avec celles du corps.

Ils se retrouvent toujours, plus ou moins développés, chez les embryons de tous les Vertébrés.

Au début, lorsque le péricarde n'est pas encore séparé du reste du coelome, il communique avec ce dernier par deux voies principales, elles-mêmes simples ou subdivisées en passages secondaires, suivant les groupes : la *voie sus-cardiaque*, comprise entre la voûte du coelome et les canaux de Cuvier ou le sinus veineux, la *voie sous-cardiaque*, délimitée par le sinus veineux et la paroi ventrale du péricarde. La première est représentée chez les Sélaciens par deux fentes très étroites qui prolongent en arrière les diverticules péri-œsophagiens, entre l'œsophage et les canaux de Cuvier, et qui s'oblitérent très promptement ; la seconde est beaucoup plus spacieuse.

Après l'oblitération des espaces péri-œsophagiens, la limite craniale de la portion dorsale du coelome est reportée caudalement aux canaux de Cuvier ;

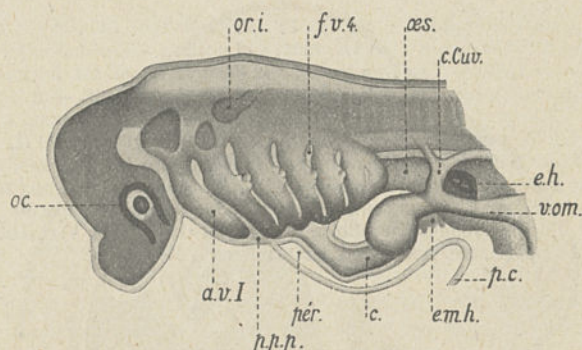


FIG. 61. — Embryon de Torpille au stade K, vu par transparence.

a. v. I., 1^{er} arc viscéral ; — c., cœur ; — c. Cuv., canal de Cuvier ; — e. h., ébauche hépatique ; — e. m. h., ébauche du méso-hépatique antérieur ; — f. v. 4., quatrième fente viscérale ; — oc., œil. — œs., œsophage ; — or. i., oreille interne ; — p. c., paroi du cordon ombilical ; — pér., péricarde ; — p. p. p., paroi prépericardique ; — v. om., veine omphalo-mésentérique.

celle de sa portion ventrale n'a pas changé et est restée fixe derrière la paroi prépericardique.

La disposition est la même chez les Téléostomes, sauf que la limite craniale du coelome a reculé aussi dans sa portion ventrale à cause de l'oblitération de l'extrémité craniale du péricarde (voy. p. 76).

Chez les Cyclostomes le coelome ne se prolonge pas sous le pharynx et s'arrête derrière le dernier septum branchial qui forme sa limite sur toute sa hauteur, c'est-à-dire de la chorde à la paroi ventrale. Les diverticules péri-œsophagiens sont ici énormément développés à cause de la réduction même du tube digestif, ou si l'on veut parce qu'ils représentent seuls le coelome dans cette région. La situation très craniale du pronéphros qui, chez les Cyclostomes seuls, se place sur le trajet des veines jugulaires est en rapport avec le grand développement des diverticules péri-œsophagiens.

La limite craniale du coelome chez les Ichthyopsidés pulmonés sera indiquée après celle des Amniotes.

Chez ces derniers, comme chez les Sélaciens, le péricarde est, chez les embryons très jeunes, placé sous le pharynx branchial et le bulbe du cœur s'insère

très en avant, vis-à-vis du second arc branchial. Les diverticules péri-œsophagiens sont beaucoup plus importants que chez les Poissons. Les canaux de Cuvier ne sont pas accolés à l'œsophage mais laissent entre ce dernier et eux-mêmes de larges passages sus-cardiaques qui font communiquer librement le péricarde avec le reste du coelome. C'est dans ces passages que s'engageront plus tard les ébauches pulmonaires. Lorsque le cou se forme, des changements importants se produisent. La portion ventrale de la limite craniale du péricarde est reportée derrière le cône de substance qui représente les parois latérales et ventrales du cou; sa portion dorsale ne s'oblitére pas comme chez les Poissons, mais s'agrandit, au contraire, et elle peut loger des organes importants grâce à la disposition et aux rapports spéciaux des canaux de Cuvier. En effet, ces canaux

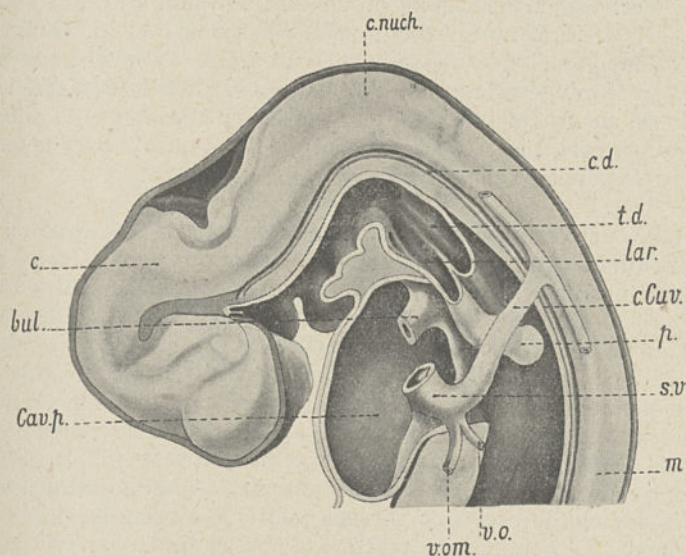


FIG. 62. — Figure demi-schématique faite en partie d'après un modèle en cire d'un embryon humain de 5 millimètres (Hrs).

bul., bulbe du cœur; — *c.*, cerveau; — *c. Cuv.*, canal de Cuvier; — *c. d.*, chorde dorsale; — *c. nuch.*, courbure nuchale; — *Cav. p.*, cavité péricardique; — *lar.*, larynx; — *m.*, moelle; — *p.*, poumon; — *s. v.*, sinus veineux; — *t. d.*, tube digestif; — *v. o.*, veine ombilicale; — *v. om.*, veine omphalo-mésentérique.

sont chez les Amniotes placés très caudalement et sont écartés latéralement de l'œsophage, faits qui rendent compte de l'étendue et de l'importance des passages sus-cardiaques. Corrélativement au développement de ces passages, l'appareil pulmonaire s'y loge dès qu'il apparaît. Comme d'autre part, en même temps que s'est produite la courbure nuchale, les poches branchiales ont convergé en avant et se sont beaucoup rapprochées entre elles sur le plancher de la bouche, la trachée les a suivies et tout l'appareil pulmonaire est logé avec le cœur dans la partie antérieure du coelome qui leur est commune au moins pendant un certain temps. La partie craniale du coelome héberge donc chez les Amniotes deux appareils, le cœur et les poumons, et l'on peut voir là l'indication d'une future cavité thoracique qui, si incomplète qu'elle soit tout d'abord est cependant absolument caractéristique des Amniotes et d'eux

seuls, car ce sont les seuls animaux montrant la présence simultanée, dans une même tranche du coelome, du péricarde et d'une partie ou même de la totalité des poumons.

Rien de pareil ne s'observe chez les Poissons pulmonés ni même chez les Amphibiens, où les passages sus-cardiaques s'oblitérent de très bonne heure, de telle façon que lorsqu'un appareil pulmonaire apparaît — postérieurement à cette oblitération — il est d'emblée en dehors du péricarde qui est déjà à ce moment parfaitement séparé de la cavité péritonéale, contrairement à ce qui se passe chez les Amniotes. Chez les Dipneustes, l'orifice glottique est placé en arrière de la paroi caudale du péricarde. Chez les Amphibiens cet orifice est bien situé en avant de cette paroi, mais la portion médiane de celle-ci a été tirée en arrière secondairement, comme on le verra plus loin, ce qui fait pénétrer en quelque sorte le péricarde dans la cavité abdominale. Aussi, comme chez les Dipneustes, le foie s'étend aussi loin en avant que les poumons, ou, en d'autres termes, le péricarde s'enfonce entre les deux lobes hépatiques, tandis que chez les Amniotes, même les plus inférieurs, le foie n'atteint que la partie la plus caudale du péricarde, lequel est, au contraire, entouré par les poumons dans la plus grande partie de son étendue.

La limite postérieure du coelome coïncide avec le cloaque ou avec les formations qui lui correspondent. Dans les embryons des Sélaciens le cloaque est constitué par un renflement du tube intestinal dont les parois arrivent au contact de celles du corps. Ce contact et la soudure qui lui succède déterminent la fermeture de la cavité coelomique du côté caudal, et comme le coelome, s'il se prolonge parfois caudalement au cloaque, ne tarde pas à s'oblitérer dans toute cette portion post-cloacale, la limite postérieure du coelome, chez l'adulte, coïncide bien avec le pourtour du cloaque et peut servir de limite pour le tronc. On trouvera d'ailleurs d'autres détails sur ce point à propos de la queue.

Le tronc comprend des parois et un contenu. Ses parois sont constituées par une moitié dorsale, le *rachis*, et par une moitié ventrale, la *paroi ventrale* ou latéro-ventrale. Le contenu est représenté par les différents viscères répartis entre des loges plus ou moins complètes dont la formation (*cloisonnement du tronc*) a la plus grande importance. Le développement des parois doit être examiné tout d'abord. Celui de la paroi dorsale ne peut qu'être indiqué sous peine de répétitions, car il n'est autre que celui des composants du rachis (moëlle et ganglions spinaux, muscles, squelette axial) qui est étudié ailleurs. Du reste, il n'est pas indispensable d'en connaître les détails pour comprendre la formation de cette paroi, car les processus qui le composent consistent surtout, en dehors des différenciations histologiques naturellement, en des phénomènes d'accroissement régulier et proportionnel des éléments du rachis. Il n'y a ni glissement ni déplacement des parties qui conservent toujours leurs rapports réciproques.

La paroi ventrale, au contraire, n'existe point, comme la zone rachidienne, presque dès le début de l'ontogénèse; elle se forme tardivement, peu à peu, et suivant des mécanismes divers et plus ou moins compliqués. Son développement s'effectue suivant deux modes principaux, selon que les embryons possèdent ou ne possèdent pas de cordon ombilical. Un grand nombre de Vertébrés, en effet, manquent de cordon. Ce sont d'abord tous les animaux dont l'œuf a une segmentation totale (Cyclostomes, Dipneustes, Urodèles, Anoures), puis certains animaux à segmentation partielle (Téléostéens, Myxinoïdes, Gymnophiones).

Chez les premiers l'œuf tout entier est employé à la formation du corps, et l'embryon très jeune, présentant encore une forme très simple, possède déjà une paroi ventrale formée par l'ectoderme qui s'est étendu sur le pôle inférieur de l'œuf. Sous cette paroi est renfermé une sorte de sac vitellin rudimentaire constitué (fig. 63) par la paroi ventrale de la portion moyenne du tube digestif épaissie et formée de plusieurs rangs de cellules. Ici, par conséquent, la formation de la paroi ventrale ne réclame aucun mécanisme plus ou moins compliqué, elle résulte simplement de la différenciation des feuilletés placés au pôle ventral de l'œuf.

Chez les seconds l'absence de cordon ombilical s'observe dans certains Poissons qui ont pourtant un sac vitellin volumineux mais renfermé dans la cavité du corps (Téléostéens). Ces animaux ont un œuf à segmentation méroblastique, muni d'une grande quantité de vitellus nutritif. L'embryon se développe sur un point limité de l'œuf, puis l'ectoderme et l'entoderme s'étendent sur le vitellus et finissent par l'entourer complètement. Le vitellus nutritif, enveloppé

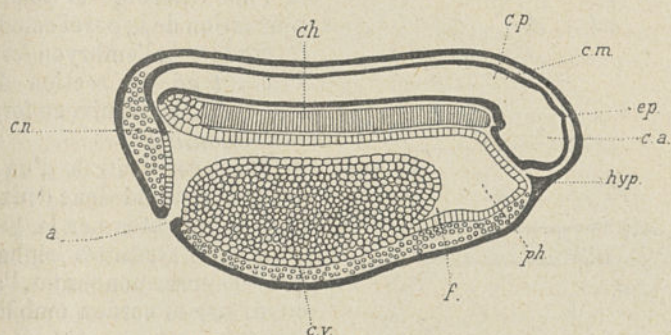


FIG. 63. — Coupe médiane d'un embryon de Grenouille, d'après A. M. MARSHALL.

a., anus; — c. a., cerveau antérieur; — c. m., cerveau moyen; — c. p., cerveau postérieur; — ch., chorde; — c. n., canal neurentérique; — c. v., cellules vitellines; — ép. épiphyse; — f., ébauche du foie; — hyp., hypophyse; — ph., pharynx.

par l'entoderme, forme alors un sac volumineux, arrondi, rattaché à la face ventrale de l'intestin et recouvert extérieurement par la somatopleure, partie des flancs de l'embryon et qui l'enclôt dans le corps de l'animal démesurément distendu pour le loger. Au fur et à mesure que l'animal grandit son sac vitellin diminue et à l'éclosion il forme une masse assez volumineuse logée dans la cavité du corps qui a pris ses dimensions ordinaires et dont la paroi ventrale offre sa constitution définitive. Les choses se passent à peu près de même chez les Myxinoïdes, chez les Ganoïdes qui, d'autre part, se rapprochent des Dipneustes par leur segmentation et, parmi les Amphibiens, chez les Gymnophiones.

Le second mode de formation de la paroi ventrale, c'est-à-dire celui qu'on observe chez les animaux munis d'un cordon ombilical, se présente sous sa forme la plus simple chez les Sélaciens. On a vu comment se forme l'embryon chez ces animaux (voyez page 23). Lorsque la gouttière médullaire est fermée et que les replis caudaux se sont soudés sur leur face ventrale, cette soudure se poursuivant jusque sur le vitellus, l'embryon est rattaché au blastoderme par un pédicule large et court, constitué par l'ectoderme en dehors et

par l'entoderme en dedans. Chacun de ces deux feuillets est du reste doublé par une lame mésodermique, et il existe entre eux un prolongement du coelome qui sépare entièrement le pédicule ectodermique de l'entodermique. Ce pédicule a reçu le nom de cordon ombilical. Le cordon ombilical est donc formé par deux tubes emboîtés l'un dans l'autre. Le tube externe, ectodermique, rattache l'ectoderme des parois du corps à celui qui recouvre le reste de l'œuf et plus tard le sac vitellin. Le tube interne ou entodermique est un canal (canal vitellin)

faisant communiquer la cavité intestinale de l'embryon avec la cavité du sac limitée par l'entoderme extra-embryonnaire et qui renferme le vitellus nutritif. Le sac vitellin est formé par la portion extra-embryonnaire des feuillets germinatifs qui se sont étendus à la surface du vitellus et l'ont entouré de toutes parts. L'insertion de la paroi ectodermique du cordon sur l'embryon forme l'*ombilic cutané*. La section du canal vitellin au même niveau forme l'*ombilic intestinal*.

La paroi ventrale d'un tel embryon comprend donc deux parties, l'une représentée par la paroi ventrale des extrémités céphalique et caudale correspondantes, l'autre occupée par le cordon ombilical. A la place de cette dernière il y aurait dans la paroi ventrale une large ouverture si l'on coupait le cordon au ras de l'embryon. Comment la paroi ventrale complète de l'animal adulte se forme-t-elle? Il ne peut être question d'une fermeture de l'ombilic cutané, c'est-à-dire d'un resserrement de ce dernier qui étendrait une paroi nouvelle au-devant de la cavité primitivement circonscrite par le cordon. Ce mécanisme qui a pu être imaginé pour des animaux à embryons très petits, développant presque complètement leur

paroi abdominale avant de prendre une certaine taille, ne peut être invoqué ici. En effet, les modifications de diamètre de l'ombilic cutané sont absolument insignifiantes à côté de l'allongement de la paroi ventrale du reste du corps et de plus l'ombilic cutané s'accroît lui-même jusqu'à un certain moment. L'ombilic cutané forme un orifice, très grand en apparence au début, très petit plus tard relativement à la paroi ventrale, mais plus grand encore qu'il ne l'était au début. La paroi abdominale est formée par l'accroissement interstitiel des extrémités de l'embryon, accroissement qui résulte

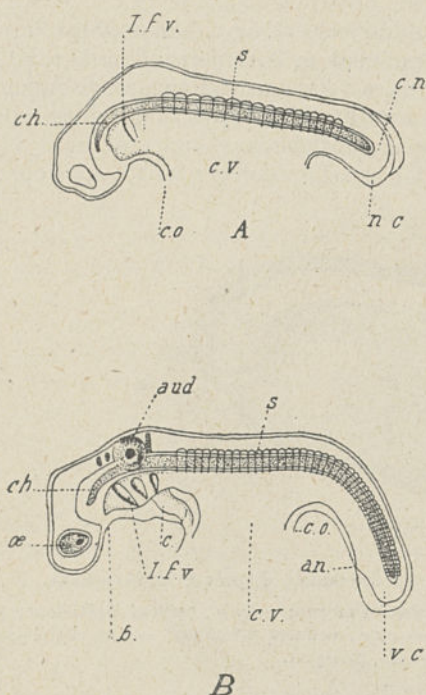


FIG. 64. — Deux embryons de *Pristiurus* (*Séla-cien*), vus par transparence, d'après BALFOUR.

A, stade plus jeune. — B, stade plus avancé.

an., anus (place de l'); — b., bouche (place de la); — aud., vésicule auditive; — c., cœur; — ch., chorde; — c.n., canal neurentérique; — c.o., cordon ombilical; — c.v., canal vitellin; — I.f.v., première fente viscérale; — s., somites; — n.c., nœud caudal; — v.c., vésicule caudale.

lui-même d'abord de l'augmentation du nombre des protovertèbres engendrées par le bourgeonnement du nœud caudal et ensuite de l'accroissement propre des segments ainsi formés.

Le cordon ombilical, très court au début, devient bientôt assez long pour permettre à l'embryon des mouvements étendus dans l'intérieur de l'œuf. Il persiste jusqu'à la naissance; son insertion sur le corps ne laisse pas de traces sur la peau, mais son passage à travers la paroi abdominale laisse dans les muscles du ventre un petit orifice comblé par du tissu fibreux. Le cordon sert à relier le corps au sac vitellin qui assure la nutrition de l'embryon. Chez les Sélaciens ovipares, le sac vitellin renferme une réserve de vitellus qui est absorbé par les vaisseaux répandus à sa surface; chez les Sélaciens vivipares il sert en même temps de placenta. Dans ce cas, les vaisseaux ombilicaux absorbent le vitellus et servent aux échanges respiratoires qui s'effectuent entre le sang maternel de la paroi utérine et celui de l'embryon.



FIG. 65. — Embryon de Poulet de 19 heures (d'après une photographie).

l. pr., ligne primitive.

Chez les Amniotes la formation de la paroi ventrale est beaucoup plus compliquée à cause du mode de développement de l'embryon pendant les premiers stades. On peut prendre un exemple de ce développement dans l'embryon du Poulet qui, au point de vue envisagé ici, est à peu près le type moyen de celui des Amniotes.

L'embryon de Poulet se présente d'abord à la surface de l'œuf segmenté sous la forme d'une ligne saillante située au milieu de la lame cellulaire ou blastoderme qui recouvre le vitellus nutritif. Cette ligne épaissie s'appelle la *ligne primitive*. Elle est bientôt creusée à sa surface d'un léger sillon qui la parcourt dans toute sa longueur, le *sillon primitif*. En avant du sillon primitif se différencie peu à peu la plaque médullaire limitée cranialement par un crois-

sant dont la concavité est tournée vers la ligne primitive. Les deux extrémités de ce croissant se continuent en arrière limitant de chaque côté les replis médullaires qui viennent embrasser l'extrémité antérieure de la ligne primitive. En avant de cette dernière, on aperçoit par transparence une tige cylindrique axiale, placée sous le milieu de la plaque médullaire et qui est la chorde dorsale. De chaque côté de la ligne primitive se forme une lame cellulaire intermédiaire à l'ectoderme et à l'entoderme, c'est le mésoderme qui se prolonge bientôt en avant de chaque côté de l'extrémité céphalique, en s'étendant à la manière d'ailes. Mais ces deux ailes ne se rejoignent pas au-devant de l'extrémité céphalique, et laissent ainsi une partie du blastoderme privée pour un certain temps de feuillet moyen. Bientôt les bords de la gouttière médullaire se relè-

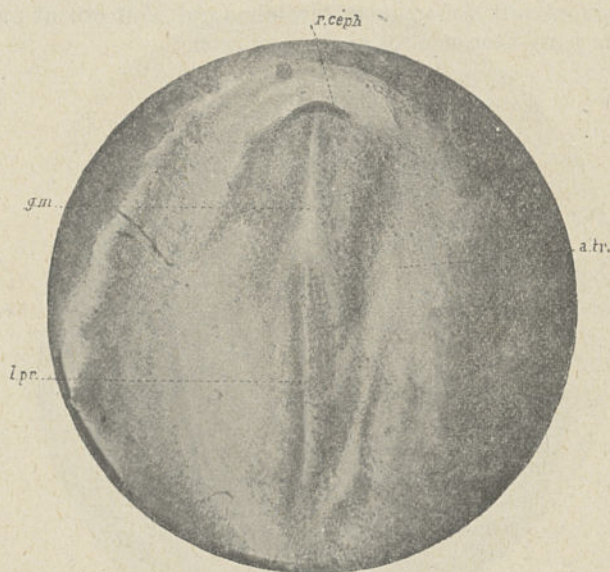


FIG. 66. — Embryon de Poulet de 22 heures (d'après une photographie).

a. tr., aire transparente; — g. m., gouttière médullaire; — l. pr., ligne primitive;
r. céph., repli céphalique.

vent et tendent à se souder et les premières protovertèbres apparaissent. En même temps qu'il s'est formé, le mésoderme s'est en effet divisé, de chaque côté de la chorde dorsale, en un certain nombre de segments cubiques, les protovertèbres, qui correspondent aux somites ou plus exactement à leur partie supérieure ou épimère. Latéralement aux protovertèbres le mésoderme n'est pas segmenté et forme une lame continue qui s'étend jusqu'à une certaine distance en dehors. C'est la plaque latérale encore unique, mais qui va bientôt se cliver en deux lames entre lesquelles s'étendra le coelome. Entre les protovertèbres et la plaque latérale se place une bande continue de mésoderme, la lame moyenne qui répond aux mésomères (néphrotomes) soudés entre eux d'avant en arrière.

La formation des protovertèbres commence de bonne heure un peu en avant de la ligne primitive et continue à s'effectuer régulièrement d'avant en

arrière par la segmentation du mésoderme d'abord insegmenté qui suit la protovertèbre la plus caudale. A l'extrémité antérieure de la ligne primitive, entre cette dernière et la plaque médullaire, il existe chez le Canard et chez d'autres Oiseaux un orifice conduisant dans un petit canal creusé perpendiculairement à travers le blastoderme. Ce canal permettant de passer de l'extérieur sur le vitellus nutritif, ou si l'on préfère de la plaque neurale dans la cavité entodermique renfermant le vitellus nutritif, répond au canal neuroréptérique. La plaque médullaire se creuse en gouttière et se ferme en dessus. Les extrémités céphaliques et caudales ne font pas encore saillie au-dessus du blastoderme. L'extrémité céphalique apparaît la première; par suite de l'ac-

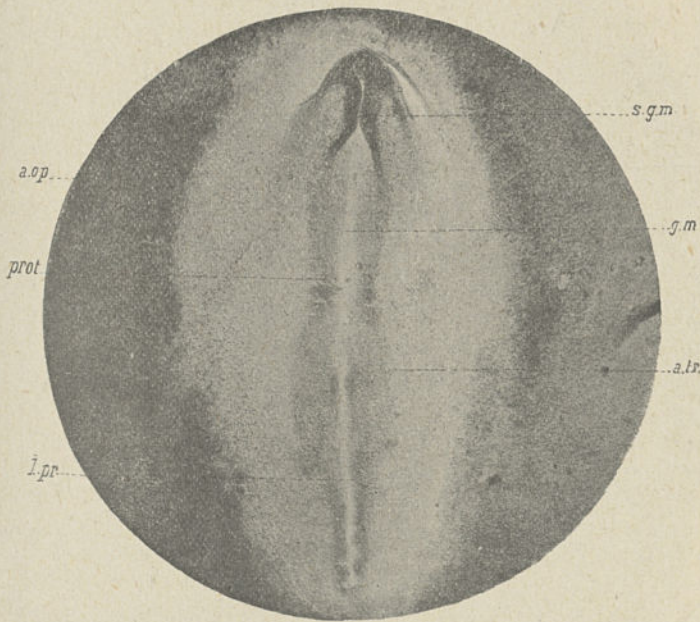


FIG. 67. — Embryon de Poulet de 24 heures (d'après une photographie).

a. op., aire opaque; — *a. tr.*, aire transparente; — *g. m.*, gouttière médullaire; — *l. pr.*, ligne primitive; — *prot.*, protovertèbre; — *s. g. m.*, commencement de la soudure de la gouttière médullaire.

croissement du tube neural qui forme à ce niveau les vésicules cérébrales elle se soulève au-dessus du blastoderme, entraînant avec elle la membrane pharyngienne formée préalablement et déjà indiquée dans le blastoderme aplati, ainsi que l'a montré KEIBEL. Mais l'ectoderme de la face ventrale passe dans l'ectoderme extra-embryonnaire immédiatement en arrière de la membrane pharyngienne, de telle sorte que la face ventrale de cette extrémité céphalique est courte et se prolonge peu en arrière au début.

La formation de l'extrémité caudale mérite d'être indiquée avec détails. La segmentation du mésoderme engendré par la prolifération de la ligne primitive qui fonctionne comme un téloblaste a continué longtemps entraînant le recul de la ligne primitive qui se trouve ainsi successivement dans la région

cervicale, puis dans la région dorsale, lombaire et enfin dans la région caudale de l'embryon. La ligne primitive comprend plusieurs parties : 1^o en avant la *tête* occupée par le canal neurentérique, 2^o le *corps* qui forme sa partie moyenne, 3^o enfin en arrière une aire ovale assez étendue, la *membrane cloacale*. La mem-

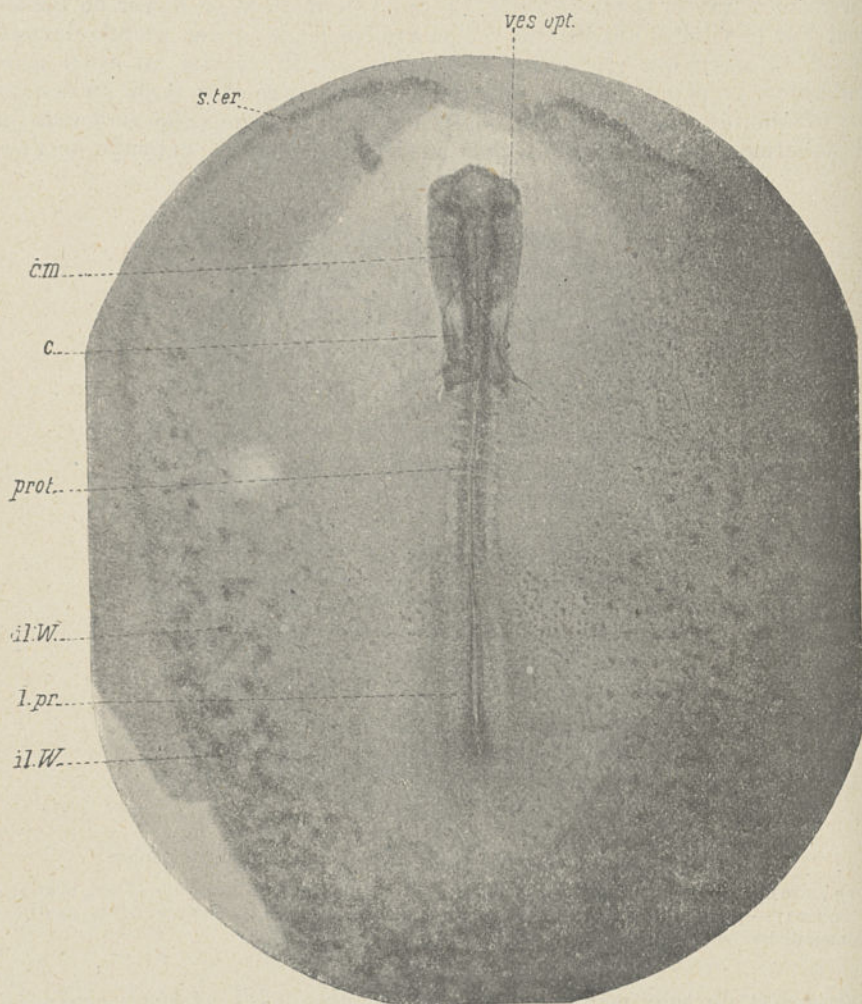


FIG. 68. — Embryon de Poulet de 36 heures (d'après une photographie).

c., cœur; — c. m., cerveau moyen; — il. W., flot de Wolff; — l. pr., ligne primitive; — prot., protovertèbre; — s. ter., sinus terminal; — vés. opt., vésicule optique.

brane cloacale est formée par l'accrolement de l'ectoderme et de l'entoderme qui sur une petite aire ovale s'adossent l'un à l'autre sans interposition du feuillet moyen. C'est donc une région purement didermique. Primitivement le mésoderme existait bien à son niveau, mais il a disparu et la formation de la membrane cloacale a suivi sa disparition.

Lorsque la membrane cloacale est formée le blastoderme est encore plan et le corps de l'embryon, s'il se révèle par le relief qu'il forme à sa surface, ne possède cependant pas encore d'extrémités ni de bords bien distincts. L'extrémité postérieure apparaît, chez le Lapin, d'après TOURNEUX de la manière suivante : chez un embryon très jeune vu en coupe sagittale l'ectoderme se relève pour donner le capuchon caudal de l'amnios; l'entoderme forme au même niveau un cul-de-sac dirigé caudalement, le cul-de-sac allantoïdien; le mésoderme élargi en arrière de la membrane cloacale présente deux lames, l'une somatique, l'autre splanchnique, entre lesquelles s'étend une portion du coelome assez large. Caudalement au cul-de-sac allantoïdien le mésoderme épaissi forme le bourrelet allantoïdien, qui fait saillie dans le coelome post-embryonnaire. La tête de la ligne primitive est située au point marqué 2 dans la figure 69. Par suite de l'accroissement de la zone rachidienne la tête de la ligne primitive est portée au-dessus du plan du blastoderme, entraînant avec elle l'entoderme qui forme à ce niveau un petit cul-de-sac, le cul-de-sac intestinal (fig. 70 A). Par suite de ce mouvement la membrane cloacale se trouve reportée sur la face ventrale de l'extrémité ainsi produite et cette extrémité comprend dès lors une paroi dorsale constituée par l'ectoderme, le tube neural, la chorde, la paroi dorsale du tube digestif, et une paroi ventrale comprenant le corps de la ligne primitive et la membrane cloacale. En avant de celle-ci (cranialement) le cul-de-sac allantoïdien a bourgeonné activement au sein du bourrelet mésodermique qui le recouvrait, formant une vésicule pédiculée qui s'enfonce dans le coelome post-embryonnaire et se dirige du côté dorsal pour s'appliquer à la lèvre dorsale du capuchon caudal de l'amnios. La tête de la ligne primitive occupe maintenant la pointe de l'extrémité caudale ainsi constituée. Le bourgeonnement de la ligne primitive continuant, l'extrémité caudale s'allonge de plus en plus et prend la forme que donne la fig. 70 B.

Celle-ci montre que l'extrémité caudale d'un embryon d'Amniote ressemble exactement à celle d'un embryon de Sélacien, c'est-à-dire est formée, en dehors de l'ectoderme qui la revêt, par le tube neural, la chorde, le mésoderme et



FIG. 69. — Section sagittale et axiale de l'extrémité caudale sur un embryon de Lapin de 211 heures, montrant en avant le repli allantoïdien, et en arrière le repli caudal de l'amnios (TOURNEUX.)

1, tube médullaire se continuant en bas avec la gouttière médullaire dont le fond seul qui adhère à l'épaississement chordal de l'entoderme a été intéressé sur la coupe sagittale; — 2, tête de ligne primitive; — 3, membrane cloacale; — 4, repli allantoïdien délimitant le cul-de-sac allantoïdien; — 5, bourrelet allantoïdien; — 6, repli caudal de l'amnios; — 7, cavité du coelome; — 8, ectoplascenta; — 9, muqueuse de l'utérus.

l'intestin post-anal qui aboutit cranialement dans le renflement cloacal. La seule différence consiste dans la présence chez les Amniotes de l'allantoïde qui est une simple évagination de l'intestin postérieur.

Dès lors, l'embryon possède deux extrémités saillantes au-dessus du blastoderme, auquel il est rattaché par un pédicule extrêmement large et court, dont les détails ci-dessous feront comprendre la constitution et la nature.

Dans l'extrémité céphalique, l'entoderme, jusqu'alors plan, a formé un cul-de-sac plus ou moins allongé, l'intestin céphalique ou antérieur. L'intestin anté-

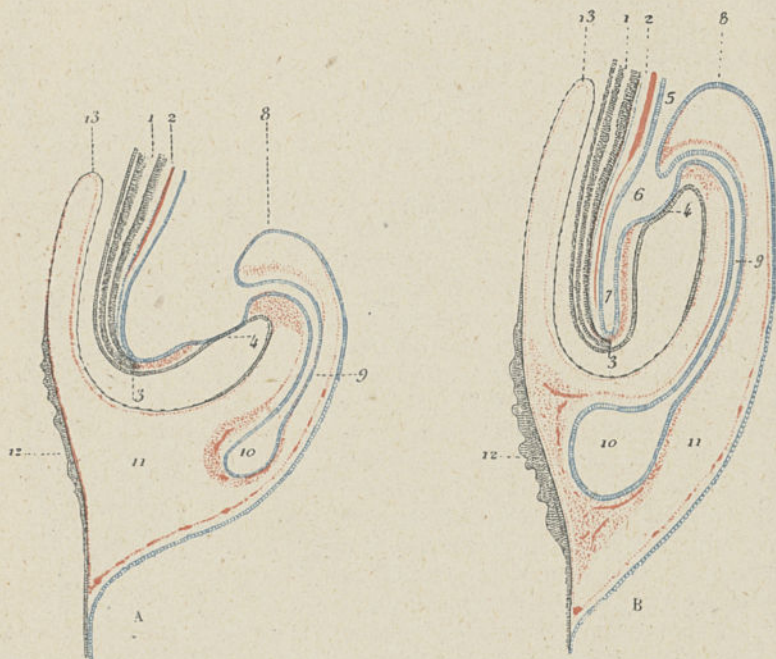


FIG. 70. — Section sagittale et axile de l'extrémité caudale sur deux embryons de Lapin, à des stades successifs du développement. Représentation schématique destinée à montrer comment se constitue l'appendice caudal, et comment l'allantoïde vient s'étaler contre l'ectoplacenta (TOURNEUX).

1, tube médullaire; — 2, chorde dorsale; — 3, tête de la ligne primitive; — 4, membrane cloacale; — 5, intestin; — 6, cloaque; — 7, intestin caudal; — 8, repli allantoïdien; — 9, pédicule allantoïdien; — 10, vésicule allantoïdienne; — 11, cœlome externe; — 12, ectoplacenta; — 13, repli caudal de l'amnios.

rieur est formé par repliement en dessous de l'entoderme, dont les deux moitiés se soudent sur la ligne médiane ventrale, engendrant ainsi un tube qui présente sur sa face ventrale une lame sagittale, reste de l'accolement de ses deux moitiés, le mésentère ventral.

Comme il existe à l'extrémité postérieure un tube entodermique, l'intestin post-anal, l'entoderme présente donc dans son ensemble, la forme d'un vaste sac arrondi, muni d'un diverticule antérieur, l'intestin pharyngien, et d'un diverticule postérieur plus petit. Ce sac volumineux va former la vésicule ombilicale ou sac vitellin, et les deux culs-de-sac antérieur et postérieur sont les

premiers rudiments de l'intestin auquel le sac vitellin est appendu par un pédicule très court et très large, le canal vitellin.

Sous l'extrémité céphalique de l'embryon il existe une vaste cavité coelomique, la cavité pariétale de Hrs, qui renferme le cœur. La cavité pariétale est limitée cranialement par l'ectoderme, qui passe de l'extrémité céphalique sur le blastoderme, dorsalement par la paroi ventrale de l'intestin antérieur, caudalement par le canal vitellin et ventralement par la paroi dorsale du sac vitellin. Cette dernière, arrivée vers l'extrémité craniale de la cavité pariétale, se soude à la paroi dorsale de cette cavité qu'elle ferme ainsi en avant. Dans les blastodermes isolés et examinés par leur face ventrale, la paroi ventrale de la cavité pariétale recouvre le cœur et constitue la *coiffe cardiaque*. En avant de l'extrémité craniale de la cavité pariétale, l'entoderme de la vésicule ombilicale se continue au-dessous de l'ectoderme, en formant avec lui une portion didermique (ecto-entodermique) du blastoderme qui donne ultérieurement le proamnios.

La formation de la coiffe cardiaque est liée à ce fait que, chez les Amniotes, la paroi dorsale du sac vitellin, constituée par l'entoderme doublé en dehors d'une lame mésodermique, se soude à l'extrémité antérieure de l'ombilic cutané placée immédiatement en arrière de la bouche. Cette coiffe cardiaque forme à un moment donné la seule paroi ventrale du corps en avant de l'ombilic intestinal, elle est plus tard transformée en paroi définitive par l'intervention de l'ectoderme. Le mécanisme de ce développement consiste dans le clivage de la coiffe cardiaque par l'ectoderme du sillon amniotique (voy. p. 85), qui se glisse dans l'épaisseur de la coiffe cardiaque en allant d'avant en arrière. Cette sorte d'invagination ectodermique présente dès lors deux parois, l'une qui s'unit au mésoderme de la coiffe cardiaque pour former avec lui la paroi définitive du corps, l'autre qui s'applique au sac vitellin. Entre elles s'étend une partie de la cavité qui entoure l'embryon (cavité amniotique). L'invagination ectodermique se poursuit jusqu'en arrière du cœur au niveau de la paroi antérieure du canal vitellin, de sorte que la paroi ventrale du corps vient s'accoler à ce dernier ou, si l'on préfère, l'ectoderme de l'ombilic cutané vient se souder à l'entoderme de l'ombilic intestinal, dont il n'est séparé que par une lame assez épaisse, formée par le mésoderme de la paroi craniale du canal vitellin. Cette masse mésodermique joue un rôle considérable dans le cloisonnement ultérieur de la cavité du corps; on peut la désigner, avec HOCHSTETTER, sous le nom de *méso-hépatique antérieur*. Il résulte de ce mode de formation de la paroi ventrale primitive que celle-ci est, dès son origine, reliée au méso-hépatique antérieur.

Du côté caudal, le premier rudiment de la paroi ventrale du tronc comprise entre la membrane cloacale et l'ombilic cutané s'est constitué. La membrane cloacale se continue cranialement dans l'ectoderme extra-embryonnaire. Cet ectoderme, doublé d'une lame mésodermique, forme une lame somatopleurique qui limite la cavité du corps en avant du cloaque. Dans la portion du coelome limitée par cette lame s'étend la vésicule allantoïde. L'allantoïde reste libre chez la plupart des animaux ou bien elle adhère par sa face ventrale à la somatopleure extra-embryonnaire chez l'Homme. La paroi ventrale post-ombilicale primitive est donc très petite, puisqu'elle est représentée exclusivement par la très courte portion de la somatopleure qui se poursuit en avant de la membrane cloacale avant de se diriger en dessous pour former le pédicule ectodermique du cordon. C'est cette faible portion de somatopleure qui, se développant interstitiellement, formera plus tard la portion de la paroi

ventrale comprise entre le bord postérieur de l'ombilic et l'orifice urogénital, qui remplace à un moment donné la membrane cloacale. Le développement de cette paroi coïncide avec un rétrécissement au moins apparent de l'ombilic cutané. Ce dernier s'étend en effet, à un moment donné, de l'insertion ventrale du méso-hépatique sur la paroi du corps, jusqu'au bord cranial de la membrane cloacale. L'ombilic cutané ainsi délimité est assez large pour loger une anse intestinale qui s'y trouve encore chez l'embryon humain de trois mois. Au fur et à mesure que le développement progresse, cette anse est exclue du cordon et repoussée dans la cavité abdominale d'où elle ne sort plus. Ce rétrécissement apparent de l'ombilic cutané a donné lieu à l'idée que la paroi ventrale était formée par la fermeture de l'ombilic cutané, mais cette hypothèse ne peut subsister. Il n'y a pas plus que chez les Sélaginiens de fermeture de l'ombilic; mais la formation de la paroi ventrale s'exécute en deux temps, ou par deux

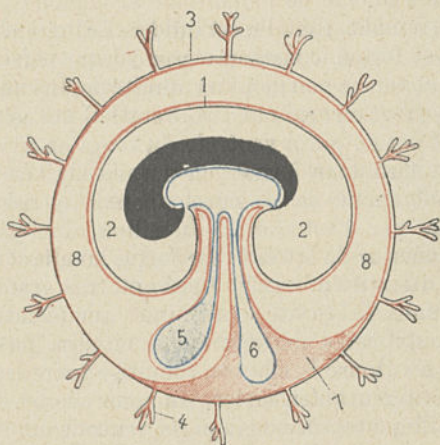


FIG. 71. — *Embryon de Mammifère entouré de ses enveloppes, au début de leur formation (schématique).*

1, amnios; — 2, cavité amniotique; — 3, chorion; — 4, villosité choriale; — 5, vésicule ombilicale; — 6, vésicule allantoïde; — 7, mésoderme allantoïdien; — 8, cœlome externe.

mécanismes : le premier consiste dans la formation de la paroi pré-ombilicale (sus-ombilicale, Homme) par invagination de l'ectoderme dans la coiffe, le second dans l'accroissement interstitiel du fragment de paroi compris entre le bord caudal de l'ombilic cutané et le bord cranial de la membrane cloacale qui donne la paroi post-ombilicale ou sous-ombilicale.

De plus, le cordon ombilical des Amniotes se comporte bien différemment de celui des Poissons. En effet, au lieu de former une tige cylindrique plus ou moins longue, qui se continue directement sur le sac vitellin, ses parois ectodermiques se relèvent tout autour de l'embryon qu'elles enferment dans une sorte de sac, l'amnios. Arrivés au-dessus de la face dorsale de l'embryon les bords de l'amnios se soudent, fermant la cavité amniotique (ombilic amniotique); ils se continuent momentanément avec l'ectoderme du reste de l'œuf (chorion) au sein duquel l'embryon contenu dans son amnios est peu à peu descendu. L'amnios perd sa continuité primitive avec le chorion et forme un

sac clos en dedans de celui-ci. Par suite de ce mode de formation l'amnios s'insère sur tout le pourtour de l'ombilic cutané.

Chez les Oiseaux et les Reptiles il s'évase à partir de cette insertion en une sorte d'entonnoir court et large dans lequel passent la vésicule ombilicale et la vésicule allantoïde qui se développent ainsi en dehors de l'embryon. Cet entonnoir amniotique est trop court et trop large pour mériter le nom de cordon. Un peu avant la naissance, la vésicule allantoïde se flétrit et disparaît. La vésicule ombilicale réduite en volume est entraînée dans l'abdomen où elle est enfermée, l'orifice ombilical se comble et disparaît sans laisser de traces à la surface du corps.

Chez les Mammifères l'amnios inséré au pourtour de l'ombilic cutané forme une gaine cylindrique étroite autour des pédicules allongés des vésicules ombilicale et allantoïde. Au sein de cette gaine ces pédicules s'atrophient bientôt, mais il existe alors de gros vaisseaux, les deux artères et la veine ombilicale, développés autour du pédicule de l'allantoïde et englobés dans une masse de tissu gélatineux qui remplit tout l'intervalle existant entre eux et la gaine amniotique. Ainsi s'est formé le cordon ombilical qui persiste jusqu'à la naissance et qui se flétrit et tombe peu de jours après, laissant une trace bien visible, l'*ombilic*, dû à la cicatrice formée par l'oblitération des gros vaisseaux allantoïdiens.

Le tronc renferme la plupart des organes de la vie végétative, c'est-à-dire le cœur, la plus grande partie des organes digestifs et respiratoires et tout le système urogénital.

Le cœur occupe chez les Vertébrés la partie la plus craniale de la cavité coelomique. Le tube digestif en occupe aussi une très grande partie. Chez les embryons, il entre dans la cavité coelomique immédiatement derrière la région branchiale; toutefois sa partie craniale ne reste pas en rapport avec le coelome, car chez les Poissons elle est comprise entre les diverticules péri-cesophagiens qui s'oblitérent, et chez les Amniotes elle est aussi plus ou moins englobée dans les différentes cloisons qui se rencontrent à ce niveau et qui aboutissent à la formation du médiastin postérieur. A partir de l'estomac, le tube alimentaire est généralement suspendu dans la cavité générale par une lame dorsale plus ou moins développée, le *mésentère*. Des appendices du tube alimentaire primitif, les poumons et le foie, tiennent une grande place dans la cavité du tronc.

Les poumons naissent sous la forme d'une évagination entodermique de la paroi ventrale du pharynx immédiatement en arrière de la dernière poche branchiale. Cette évagination se détache ensuite de l'intestin pharyngien en formant un tube terminé caudalement par les deux ébauches pulmonaires, cranialement par un orifice arrondi qui s'ouvre en arrière de la dernière poche branchiale dans la paroi ventrale de l'intestin pharyngien au-devant duquel l'ébauche pulmonaire s'est placée. Les poumons se développent ensuite d'une manière considérable et prennent place dans la partie dorsale de la cavité du tronc dont ils remplissent toujours une notable étendue.

La vessie natatoire est formée par un diverticule de l'intestin, qui occupe à peu près la situation des poumons et que l'on a très souvent comparé à ces derniers. On verra plus loin les réserves qu'il y a lieu de faire à ce sujet.

Le foie est un organe volumineux qui joue un rôle considérable dans le cloisonnement ultérieur du coelome. Il naît comme un diverticule ventral de l'entoderme, le *bourgeon hépato-cystique* (BRACHET), qui se forme en arrière du

sinus veineux. Entre ce dernier et l'ébauche hépato-cystique et intimement accolé avec elle se trouve le méso-hépatique antérieur.

Le système urogénital comprend les glandes urinaires, génitales, et leurs conduits respectifs. Les glandes urinaires sont représentées par trois paires d'organes se succédant régulièrement : le pronéphros, le mésonéphros et le métanéphros. Le pronéphros occupe la partie craniale de la cavité coelomique dans le voisinage immédiat du péricarde. Il est peu développé. Le mésonéphros s'étend sur la majeure partie de la longueur du coelome, sa partie craniale toutefois s'atrophie le plus souvent; enfin, le métanéphros ou rein définitif, seul présent chez les Amniotes après la naissance, n'occupe que la moitié caudale de la cavité coelomique. Le système urinaire est accompagné par une paire de glandes génitales placées originellement dans la cavité du tronc et par des conduits génitaux qui, chez les femelles, peuvent prendre un assez grand développement.

Il n'y a donc en dehors de la cavité du tronc, à part la faible portion du tube digestif qui en est exclue, que les glandes salivaires, le thymus, la glande thyroïde et les parathyroïdes, enfin l'hypophyse et les autres glandes annexées au cerveau et à l'œil.

La distribution des viscères au sein de la cavité du tronc ou des subdivisions de cette dernière est très différente dans les diverses classes des Vertébrés. La connaissance de cette distribution complète les notions tirées de la forme et de la structure des organes et permet d'établir la formule de la topographie viscérale, qui est très nette dans les différents groupes et les caractérise souvent mieux que bien d'autres données employées d'ordinaire pour les définir.

Communications de la cavité viscérale avec l'extérieur; pores abdominaux. —

Il existe chez beaucoup de Poissons des orifices faisant communiquer directement la cavité abdominale avec le monde extérieur, ce sont les pores abdominaux. Ces pores sont habituellement pairs et au nombre de deux paires superposées : l'une dorsale et médiane placée sur le côté correspondant de l'intestin, de chaque côté du mésentère, l'autre latérale située sur les côtés droit et gauche de l'intestin ou du cloaque. Génétiquement les pores abdominaux n'ont rien à voir avec l'appareil urinaire, ils naissent bien après les premières ébauches de ce dernier aux dépens de prolongements du coelome qui arrivent jusqu'au dehors. Les deux paires ne sont pas toujours présentes, souvent les deux pores médians se fusionnent en un seul par régression du mésentère qui les séparait, ou bien l'un des pores latéraux se ferme.

Certains d'entre eux passent au service de l'appareil génital, ce sont tantôt les deux médians, tantôt les latéraux, tantôt un seul de ceux-ci. Ces pores devenus génitaux doivent être bien distingués des pores abdominaux vrais qui ne servent pas d'excréteurs sexuels et se rencontrent avec des conduits génitaux. Des pores génitaux existent chez les Cyclostomes, les Laemargidés et chez certains Téléostéens.

Les pores abdominaux se rencontrent exclusivement chez les Poissons, mais pas chez tous. Chez les Sélaciens ils existent dans les deux sexes chez la plupart des espèces, ils sont placés sur les côtés de l'intestin et s'ouvrent dans le cloaque. Ils manquent chez certains genres (*Cestracion*, *Rhina*, etc.) ou se développent seulement au moment de la maturité sexuelle (Scyllidés).

Chez les Ganoïdes, ils siègent entre l'anus et l'orifice urogénital placé derrière

celui-ci. Chez les Téléostéens, ils se rencontrent seulement chez les Salmonidés et les Mormyridés, où ils sont placés à droite et à gauche de l'anus, et chez les Muraenidés où ils sont réduits à un seul.

Chez les Dipneustes il y a une paire de pores derrière le cloaque (*Ceratodus*) ou un seul, clos à son extrémité craniale (*Protopterus*).

Il n'y a rien de comparables aux pores abdominaux chez les Amphibiens, les Oiseaux et les Mammifères. Chez certains Reptiles ils sont peut-être représentés par les *canaux péritonéaux*. Ceux-ci sont des prolongements tubulaires du coelome qui se portent vers le cloaque et viennent s'ouvrir dans ce dernier à la base du pénis, chez certains Crocodiles, ou plus loin, à la base du gland (pénien ou clitoridien) chez les Tortues.

Le rôle et la nature des pores abdominaux sont pleins d'obscurité. On a pensé qu'ils suppléaient les néphrostomes (voy. syst. urogénital) pour établir une communication du coelome avec l'extérieur, mais on les trouve non seulement là où manquent les néphrostomes (Carchariidés, Lamnidés, Holocéphales, Ganoïdes adultes, Dipneustes et certains Téléostéens), mais encore ils peuvent exister simultanément avec les néphrostomes (Scyllidés et Spinacidés adultes) ou au contraire, manquer comme les néphrostomes eux-mêmes (beaucoup de Téléostéens).

§ 2. — Cloisonnement de la cavité du tronc.

Ce cloisonnement s'effectue d'une manière bien différente chez les Ichthyopsidés et chez les Amniotes. Chez les premiers, il y a aussi des différences entre les divers groupes.

A. *Poissons*. — Lorsque l'oblitération des diverticules péri-œsophagiens est accomplie, les passages sus-cardiaques sont effacés, mais la voie sous-cardiaque persiste. Sa fermeture va se produire par la formation d'un diaphragme tendu entre le péricarde en avant et le reste du tronc en arrière.

Le diaphragme des Poissons est formé par la réunion de plusieurs lames, qui d'abord indépendantes, se fusionnent ensuite. La première de ces lames, médiane, naît sur la face ventrale du pharynx, immédiatement en arrière du sinus veineux qui s'accroche à elle, et au-devant de la face craniale du bourgeon hépatique. Elle descend verticalement sur la paroi ventrale à laquelle elle s'attache, c'est le *mésio-hépatique antérieur*. Ce méso est complété latéralement par deux lames qui naissent l'une à droite, l'autre à gauche sur les parois latérales de la cavité coelomique (*plis latéraux de fermeture*, HOCHSTETTER) et se portent sur le méso-hépatique antérieur auquel elles se soudent. La cloison diaphragmatique ou septum péricardiaco-péritonéal est encore complétée, en dehors du méso-hépatique antérieur et des plis latéraux de fermeture, par le tissu mésodermique qui revêt la face craniale du foie. Ces rapports primitifs du foie avec le diaphragme expliquent pourquoi le foie s'attache toujours largement au diaphragme par son extrémité craniale. Celle-ci se moule sur la concavité du diaphragme et lui adhère, de chaque côté de l'intestin, suivant une surface arrondie percée en son milieu pour le passage de la ou des veines hépatiques. Le foie s'unit seulement avec le diaphragme péricardiaco-péritonéal, il n'est jamais relié aux parois ventrales de l'abdomen, contrairement à ce

qui existe chez tous les Amniotes. Cela tient à ce que le septum péricardiaco-péritonéal ne contracte aucun rapport avec l'ombilic là où ce dernier existe (Sélaciens), et s'attache à la paroi ventrale assez en avant de lui. Il en résulte l'absence de tout mésentère hépatique ventral (ligament suspenseur du foie) chez les Poissons. L'attache du foie au diaphragme répond au ligament coronaire des Amniotes ou mieux à l'aire phrénique des Mammifères (voy. ce mot p. 128).

Le diaphragme des Poissons est complet et sépare absolument la cavité péricardique de la cavité péritonéale chez les Téléostéens. Toutefois il existe chez les Sélaciens et chez l'Esturgeon un canal qui fait communiquer le péricarde avec le péritoine; c'est le conduit *péricardiaco-péritonéal* qui s'ouvre d'une part dans le péricarde sous la paroi dorsale de ce dernier, en dessus des canaux de Cuvier, et, d'autre part, dans la cavité abdominale, à la face ventrale du tube digestif. Ce conduit, qui est simple ou bifurqué en arrière ne représente pas, comme on pourrait le croire, le reste d'une ouverture existant antérieurement entre ces deux cavités (passage sus-cardiaque), mais il est produit par un développement assez compliqué et par le creusement à nouveau du diaphragme achevé. La cavité péricardique des Poissons est conique, son sommet tourné cranialement est occupé par le tronc artériel, sa base est limitée par le diaphragme, sa paroi dorsale est constituée par la face ventrale du pharynx renforcée par le cartilage cardio-branchial chez les Sélaciens. Sa paroi ventrale est formée par la ceinture scapulaire et les muscles qui en partent pour aller vers les arcs branchiaux, doublés en dedans d'une lame fibreuse qui représente le péricarde pariétal.

La cavité abdominale qui est située en arrière du diaphragme est absolument continue sans cloison d'aucune sorte dans le sens de la longueur; elle est incomplètement subdivisée en deux moitiés droite et gauche, du côté dorsal seulement, par le mésentère dorsal qui rattache l'intestin à la colonne et qui, du reste, peut manquer sur une grande longueur

B. *Cyclostomes*. — Le cloisonnement de la cavité du tronc des Cyclostomes est extrêmement différent de celui des Poissons vrais et mérite d'être décrit à part. Chez les Lamproies, comme on l'a vu plus haut, la limite antérieure du tronc est donnée par le dernier diaphragme branchial qui est vertical. Les canaux de Cuvier, qui n'existent que chez l'embryon, sont situés un peu en arrière de cette paroi antérieure de la cavité coelomique. Ils viennent se jeter dans le sinus veineux qui est placé à la face antérieure du foie, et ce dernier est uni à la paroi ventrale par une bande mince de tissu conjonctif qui le fixe sur la ligne médiane, le méso-hépatique antérieur dans lequel est contenue une veine hépatique ventrale propre aux Cyclostomes. La face dorsale du foie est creusée d'une gouttière à concavité dorsale, dans laquelle passe le tube digestif. En avant, les deux bords antérieurs de cette gouttière viennent se souder aux replis saillants formés par les reins primitifs et aux canaux de Cuvier qui passent à ce niveau. Par suite, la grande cavité du tronc est incomplètement subdivisée au niveau des canaux de Cuvier et de la face antérieure du foie par les adhérences que ces différents organes contractent avec les parois de cette cavité. Les canaux de Cuvier, qui descendent des bords latéro-dorsaux de la cavité du tronc en suivant les replis des reins primitifs et le foie qui les prolonge en bas, laissent entre eux et l'intestin une fente en forme de croissant par laquelle on peut passer de la loge cardiaque située en avant

dans la loge péritonéale située en arrière. Cette fente correspond au passage sus-cardiaque. De même, il existe de chaque côté, entre la paroi du corps d'une part, les replis de Wolff, le foie et le méso-hépatique antérieur d'autre part, une fente par laquelle on peut également passer de la partie antérieure dans la partie postérieure de la cavité coelomique. Il existe donc chez l'Ammocète trois ouvertures, une médiane et deux latérales qui font communiquer les deux grandes loges du coelome, très imparfaitement séparées l'une de l'autre. Les deux ouvertures latérales correspondent au passage sous-cardiaque unique des Sélaciens, mais divisé ici en deux moitiés par l'attache du méso-hépatique antérieur à la paroi ventrale. La disparition d'un des canaux de Cuvier ne change

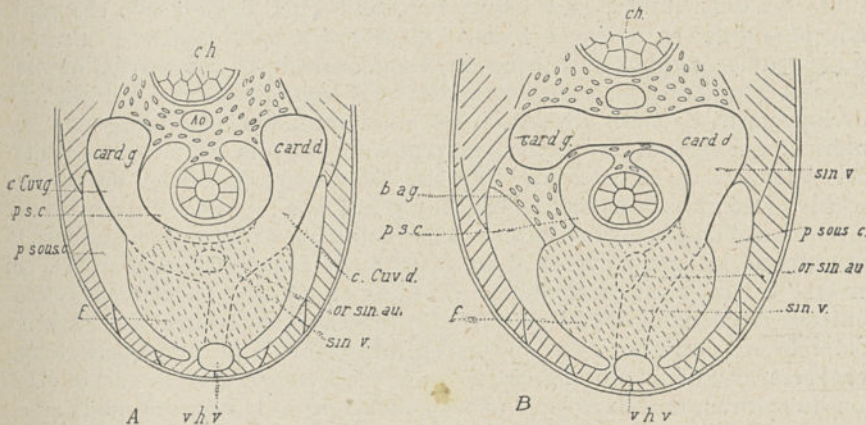


Fig. 72. — Communication du péricarde et du péritoine chez l'Ammocète (schématique).

A et B, deux stades successifs; les coupes passant par l'extrémité craniale du foie, supposée transparente, sont vues d'arrière en avant.

Ao., aorte; — b. a. g., bourrelet adipeux gauche (remplaçant en B, le canal de Cuvier correspondant; — card. d., cardinale droite; — card. g., cardinale gauche; — c. Cuv. d., c. Cuv. g., canal de Cuvier droit et gauche; — ch., chorde; — f., foie; — i., intestin; — or. sin. au., orifice sinu-auriculaire; — p. s. c., passage sus-cardiaque; — p. sous-c., passage sous-cardiaque; — sin. v., sinus veineux; — v. h. v., veine hépatique ventrale.

rien à cette disposition, le rein primitif forme seul alors de ce côté la limite indiquée auparavant par le canal de Cuvier.

Chez la Lamproie il se produit au moment de la métamorphose une modification profonde et toutes ces ouvertures s'oblitérent par l'apparition d'une lame conjonctive, qui s'étend sur elles. Cette lame conjonctive se transforme bientôt en cartilage et forme la cupule cartilagineuse qui embrasse le cœur en arrière et que l'on a fort improprement nommée le péricarde (voy. fig. 222, p. 419).

Chez les Myxinoïdes on observe, même chez l'adulte, une communication entre la loge péricardique et la loge péritonéale.

Chez les Cyclostomes, où la partie dorsale du coelome située en avant des canaux de Cuvier (espace péri-œsophagien) persiste, le pronéphros vient occuper cette partie et contracte avec les veines jugulaires les rapports étroits qu'il présente chez tous les autres Vertébrés avec les veines cardinales postérieures.

C. *Amphibiens*. — Le cloisonnement du tronc des Amphibiens est chez les embryons exactement le même que chez les Poissons. Comme chez ces derniers, la portion dorsale du coelome, placée entre les derniers arcs et les canaux de Cuvier, s'atrophie par accolement de ses parois : il y a un diaphragme péricardio-péritonéal placé verticalement en arrière de la région branchiale et qui résulte de la fusion d'un méso-hépatique antérieur avec les mésocardes latéraux (voy. plus loin la signification de ce mot). Comme chez les Poissons aussi, les deux lobes primitifs du foie s'attachent cranialement à ce diaphragme, et ne présentent aucun lien avec la paroi ventrale du corps. A ce moment, le cœur est situé tout à fait en avant de la cavité péritonéale dans laquelle il sera attiré plus tard avec son péricarde. La disposition primitive est donc tout à fait ichthyenne, mais chez l'adulte elle change, le péricarde est tiré en arrière et il vient s'attacher à la paroi ventrale, au niveau de l'appendice xyphoïde, par un repli mésodermique qui se continue sur le foie et par lequel la veine abdominale est conduite dans cet organe. Le développement de cette disposition est assez compliqué. Le méso-hépatique antérieur qui formait la portion moyenne du septum péricardique péritonéal s'atrophie de bonne heure. A partir des canaux de Cuvier ou des mésocardes latéraux de chaque côté, et passant sur la face ventrale du foie dans la direction caudale, se forme une fusion du foie avec la paroi du corps, ce qui entraîne la production de deux membranes convergeant en arrière, qui limitent caudalement la cavité péricardique et ferment les communications ventrales des deux cavités. Il est probable que le développement de la ceinture pectorale a une certaine influence sur l'entraînement de la cavité péricardique vers le côté caudal, et que l'insertion du foie à la face ventrale suit la direction du sternum ou de la partie médiane ventrale de la ceinture qui le représente. Le ligament suspenseur du foie qui unit ce dernier à la paroi abdominale en arrière du péricarde est de formation secondaire, il est dû à l'anastomose qui se produit, comme l'a montré GÖTTE, entre une des deux veines ombilicales qui précèdent la veine abdominale et une branche de la veine porte.

La cavité abdominale située en arrière du péricarde est unique et renferme côte à côte des viscères qui, chez les autres Vertébrés, se sépareront plus ou moins complètement les uns des autres, tels que les poumons et le foie. Cette cavité abdominale présente, à cause de la pénétration secondaire du péricarde dans son territoire, une échancrure antérieure qui lui donne la forme d'un cœur de carte à jouer. L'extrémité craniale des lobes du foie s'enfonce de chaque côté de cette échancrure jusque dans la partie la plus antérieure de la cavité abdominale où ces lobes sont placés ventralement par rapport aux deux poumons. Le pronéphros siège aussi chez la larve dans cette extrémité antérieure, de même que l'orifice du conduit de Müller qui, chez l'adulte, s'ouvre auprès de la racine du poumon. Les trois appareils : hépatique, respiratoire, uro-génital, s'étendent donc ici jusqu'à la limite craniale de la cavité abdominale. Cette disposition ne se retrouve dans aucun des Vertébrés placés au-dessus des Amphibiens.

D. *Amniotes*. — Les embryons des divers Amniotes offrent au début une cavité coelomique continue comme les embryons de Poissons. Mais bientôt cette cavité se cloisonne d'une manière plus ou moins complète par suite de la rencontre de plusieurs replis qui existent chez tous à l'état embryonnaire et qui subissent un accroissement inégal dans les différents cas. Ces replis sont : 1° le méso-hépatique antérieur ; 2° les mésocardes latéraux qui ne tardent pas à

s'unir au précédent pour former avec lui le septum transversum ou la masse transverse; 3° les *mésos latéraux* ou *pulmonaires*; 4° enfin les *replis des reins primitifs*.

Le méso-hépatique antérieur est relié à la paroi ventrale dès le moment où cette dernière est formée par l'invagination du récessus ectodermique qui s'enfonce dans l'épaisseur de la coiffe cardiaque. On peut même dire qu'il préexiste à la formation de la paroi ventrale, puisqu'il est constitué bien avant que le récessus ectodermique soit arrivé jusqu'à lui et qu'il est formé par le mésoderme qui tapisse la face craniale du canal vitellin ou, comme on le dit encore, par le mésoderme de l'aditus antérieur du canal digestif. De chaque côté cette lame mésodermique se continue avec les mésocardes latéraux.

Ces derniers sont formés par un pont de substance mésodermique qui unit la somatopleure à la splanchnopleure et qui contient la partie proximale des canaux de Cuvier chargés de ramener au cœur le sang veineux de l'em-

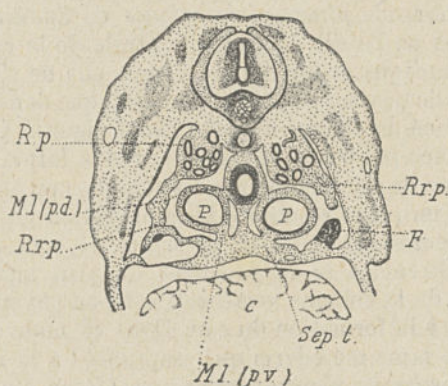


FIG. 73. — Cloisonnement du coelome chez un embryon de *Lacerta agilis*, long de 7,5 millimètres, d'après BERTELLI.

c, cœur; — f, foie; — MI (p. d.), méso latéral (partie dorsale); — MI (p. v.), méso latéral (partie ventrale); — p, poumon; — R. p., rein primitif; — R. r. p., repli des reins primitifs; — Sep. t., septum transversum.

bryon. Ces replis sont formés pour certains auteurs par une bande de mésoderme qui a échappé au clivage lors de la formation du coelome et constitue un lien permanent entre la somatopleure et la splanchnopleure. Pour d'autres auteurs, ils résultent de l'accolement à la somatopleure du feuillet fibro-intestinal soulevé par les veines omphalo-mésentériques. Ces deux veines forment en effet une saillie considérable qui traverse toute l'épaisseur de la cavité coelomique et vient se mettre en rapport avec la somatopleure de la paroi latéro-dorsale du corps de l'embryon chez le Lapin.

Quoi qu'il en soit, les mésocardes latéraux sont toujours situés sur les côtés du canal vitellin, à peu de distance du bord cranial de ce dernier qui forme le méso-hépatique antérieur. Chez les Sauropsidés, ils restent un certain temps séparés de ce dernier, mais ils s'unissent enfin avec lui pour former la *masse transverse* ou le *septum transversum* qui sépare du côté ventral la loge cardiaque de la loge péritonéale. Chez les Mammifères la fusion entre ces différents replis est beaucoup plus précoce, cependant HOCHSTETTER a décrit deux orifices

péricardio-péritonéaux-ventraux qui représentent la séparation existant entre ces deux formations.

Les mésos latéraux (BRACHET) sont des replis décrits depuis peu d'années par les embryologistes. Ils sont constitués par deux saillies mésodermiques placées de chaque côté du mésentère dorsal et qui renferment les ébauches entodermiques des poumons. Ces mésos latéraux courent dans la partie craniale de la cavité coelomique et s'étendent en arrière de celle-ci jusque sur le foie où ils prennent le nom de *ligaments pneumo-hépatiques*.

Les replis des reins primitifs sont formés par une lame mésodermique renfermant le rein primitif et les canaux génitaux. Au début, ces replis s'étendent dans toute la longueur de la cavité coelomique; plus tard, ils s'atrophient plus ou moins dans leur partie craniale et reculent de plus en plus.

Comme cela existe déjà chez les Poissons, la cavité cardiaque est toujours séparée du reste du coelome. Cette séparation s'effectue en grande partie par l'intervention de la masse transverse et par celle de deux replis dorsaux nés sur cette lame, les membranes *pleuro-péricardiques* de SCHMIDT. La masse transverse sépare, comme on l'a dit, la partie ventrale de la cavité coelomique en deux moitiés, péricardique et abdominale, mais elle ne s'étend pas du côté dorsal et il est facile de passer de la chambre cardiaque dans le reste du coelome par un interstice placé de chaque côté du canal digestif. C'est de ce côté que le septum péricardio-péritonéal se complète par la formation des membranes de Schmidt. L'origine de ces membranes est comprise un peu différemment par les auteurs. Pour les uns, elles résultent de la migration des canaux de Cuvier. Ceux-ci, d'abord assez exactement transversaux et contenus dans la masse transverse, se redressent et se rapprochent du plan médian à mesure que l'extrémité craniale de la colonne vertébrale est poussée en avant par le mouvement qui aboutit à la formation du cou. Dans ce mouvement ils entraîneraient avec eux une lame mésodermique empruntée à la masse transverse et qui formerait la membrane pleuro-péricardique. Pour d'autres, les choses se passeraient un peu différemment comme on le verra à propos des Mammifères.

Quoi qu'il en soit, la lame pleuro-péricardique se soude par son bord médial au mésoderme situé autour du canal intestinal. La chambre cardiaque est ainsi complètement isolée du péritoine avec lequel elle ne présente plus désormais aucune communication. Cette chambre cardiaque possède au début des parois formées par différentes régions ou organes. Sa paroi ventrale est formée par la paroi ventrale du tronc, sa paroi caudale par le septum transversum, sa paroi dorsale, enfin, par les membranes pleuro-péricardiques. Plus tard elle acquiert une paroi propre par la formation d'une lame distincte et continue à la surface interne des différentes régions qui la circonscrivent. Cette membrane forme le péricarde proprement dit, qui est bien nettement distinct à partir des Reptiles.

Le reste de la cavité coelomique subit chez les divers Amniotes un cloisonnement plus ou moins complet, en rapport avec le mode de fonctionnement de l'appareil respiratoire. Nous l'étudierons dans un certain nombre de types.

a. *Sauriens*. — Ces animaux offrent — en dehors du péricarde qui est, bien entendu, isolé — une cavité coelomique unique, mais présentant déjà une tendance au cloisonnement et qui peut servir de point de départ pour expliquer la disposition réalisée finalement chez les Mammifères. Cette cavité unique, renfermant à la fois les viscères digestifs et respiratoires, mérite le nom de ca-

vité pleuro-péritonéale. Elle présente de chaque côté du péricarde les poumons fixés au mésentère dorsal par un méso qui court dans toute leur longueur. Ces poumons s'étendent sur une grande longueur de la cavité du tronc. Leur partie caudale est en rapport en dedans avec le foie auquel la rattachent les mésos latéraux dont il a été parlé tout à l'heure, mais elle est séparée de la masse intestinale par deux lames, une de chaque côté, tendues obliquement d'avant en arrière de la face dorsale à la face ventrale de la cavité coelomique. Cette séparation toutefois n'est pas complète parce que ces lames (replis des reins primitifs), au lieu de se souder à la paroi ventrale, viennent simplement s'appliquer contre elle en y laissant reposer les conduits génitaux (oviductes) qu'elles renferment. Cette disposition est particulièrement nette chez le Léopard. Elle est d'autant plus frappante chez cet animal que les parois de toute la cavité péritonéale proprement dite sont teintées en noir absolu par des cellules pigmentaires très foncées, tandis que la partie située en avant de ces replis et qui répond à la cavité pleurale, est, au contraire, incolore. La séparation entre la cavité pleurale et la cavité péritonéale est effectuée ici par les replis des reins primitifs qui soutiennent le conduit de Müller. Chez certains Sauriens (*Agama*) les replis des reins primitifs se soudent aux parois ventrales sur une longueur assez grande et arrivent à fermer complètement la cavité pleurale du côté droit (HOCHSTETTER). Cette disposition conduit évidemment à celle qui existe chez les Mammifères.

b. Chéloniens. — La division de la cavité du tronc chez les Chéloniens se fait suivant un mode très particulier intéressant à connaître parce qu'il mène aux dispositions que l'on observe chez les Oiseaux. Les poumons sont allongés, ils sont placés immédiatement sous la convexité de la carapace dont ils occupent presque toute la longueur. Leur face dorsale est, en outre, reliée à la face interne de la carapace par un tissu conjonctif assez dense. Leur face ventrale est plane et très légèrement concave; elle est séparée de la cavité péritonéale sous-jacente par une cloison tendue horizontalement entre le mésentère dorsal et la carapace. Cette cloison, formée par la portion ventrale du méso latéral, ici très développée, s'attache sur la carapace suivant une ligne courbe qui suit le bord du poumon, elle isole ce dernier de la cavité péritonéale. Toutefois, en arrière, elle manque sur une étendue plus ou moins grande et la loge pulmonaire communique en ce point avec la loge péritonéale. Cette communication n'a pas d'importance au point de vue physiologique, étant donné le mode de fonctionnement du poumon, et l'on peut dire que la cavité du tronc est divisée en deux, la cavité pulmonaire ou pleurale d'une part, la cavité péritonéale de l'autre. Le mot de cavité pleurale doit être expliqué; il n'y a pas de plèvre à proprement parler, la paroi dorsale du poumon étant accolée à la carapace, sa paroi ventrale au septum. Le bord latéral seul du poumon est libre et joue dans un petit espace pleural, reste de la cavité pleurale embryonnaire qui s'étendait tout d'abord sur tout le côté dorsal du poumon et qui a disparu avec la soudure de ce dernier à la carapace. La cloison pleuro-péritonéale, que l'on pourrait appeler avec BERTELLI le *diaphragme chélonique*, est donc un septum horizontal à peu près complet et qui forme une chambre pulmonaire dorsale séparée de la chambre ventrale qui renferme les viscères digestifs. Les reins définitifs, qui occupent la partie tout à fait postérieure de la cavité du tronc, sont placés dans le voisinage de l'ouverture formée par l'interruption de ce septum, et contribuent à la fermer. La disposition des poumons des

Chéloniens en sacs allongés occupant presque toute la longueur du corps favorise les adaptations à la vie aquatique en facilitant le maintien de la position horizontale dans l'eau. Peut-être se retrouvait-elle chez d'anciens Reptiles comme les Plésiosaures qui présentent aussi d'autres affinités avec les Tortues, et sans doute aussi chez les Ichthyosaures.

La formation du diaphragme chélonique résulte surtout du développement des mésoslatéraux. L'ébauche pulmonaire entodermique qui pousse dans l'épaisseur de ces mésos se développe exclusivement de leur côté dorsal; le côté ventral des mésos reste lisse et plan ou à peine concave, le méso arrive à un moment donné à s'attacher par son bord latéral à la carapace, et dès ce moment le septum est formé.

c. Oiseaux. — Pendant le cours du développement de leur cavité viscérale les Oiseaux présentent une structure assez rapprochée de celle des Tortues. Leur péricarde est séparé de la portion abdominale du coelome par le septum

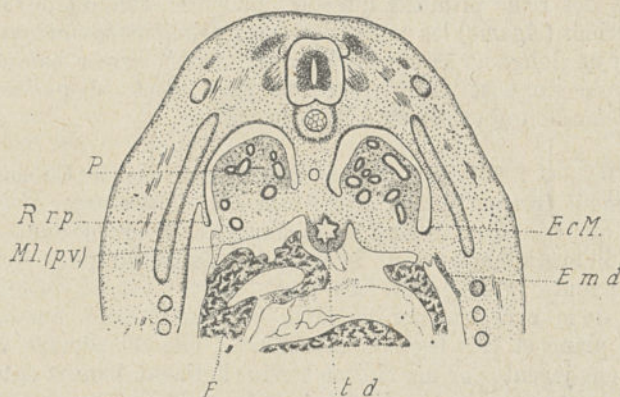


FIG. 74. — Cloisonnement du coelome chez un embryon de Poulet de 8 jours, d'après BERTELLI. *E. c. M.*, ébauche du canal de Müller; — *E. m. d.*, ébauche des muscles du diaphragme; — *F.*, foie; — *Ml (p. v.)*, mésol latéral (partie ventrale); — *P.*, poumon; — *R. r. p.*, repli des reins primitifs; — *t. d.*, tube digestif.

transverse et par les membranes pleuro-péricardiques; les poumons se sont déjà développés et chacun d'eux, bourgeonnant surtout du côté dorsal du méso latéral qui le renferme, présente une surface dorsale convexe et une surface plane tournée du côté ventral. Cette dernière est occupée par une épaisse lame mésodermique dérivée du méso latéral et qui vient se souder aux parois latérales du corps, soit directement, soit par l'intermédiaire des plis des reins primitifs ou du septum transverse suivant les points. Les poumons sont donc placés maintenant de chaque côté de la ligne médiane dans une cavité limitée en dedans par le mésentère dorsal, latéralement par les parois du corps, ventralement par la lame mésodermique épaisse dont on vient de parler et qui, continue en avant avec la paroi dorsale du péricarde, est libre en arrière où elle s'arrête tout d'abord. Cette lame laisse ainsi pendant un certain temps un orifice étroit qui fait communiquer la cavité renfermant le poumon avec celle qui contient les viscères abdominaux. On peut la comparer au septum décrit plus haut chez les Tortues. Elle se continue plus tard en arrière de ma-

nière à fermer complètement la cavité réservée au poumon. Elle a reçu de BERTELLI le nom de *diaphragme primaire*.

Bientôt la disposition des parties change profondément par le développement des sacs aériens. Ces derniers sont des diverticules pulmonaires qui, comme l'a montré BERTELLI, se développent à partir des bronches dans l'épaisseur du diaphragme primaire entraînant au-devant d'eux la face ventrale de ce dernier recouverte par le péritoine, tandis que sa face dorsale, en contact avec le poumon, continue à former un septum horizontal ayant les mêmes dispositions que le diaphragme primaire et qui constitue le diaphragme définitif. Ce dernier s'étend de la ligne médiane à la paroi latérale du corps de chaque côté, séparant complètement les poumons, logés en dessus de lui, du reste de la cavité du tronc. Ce septum présente sur ses bords réunis à la paroi thora-

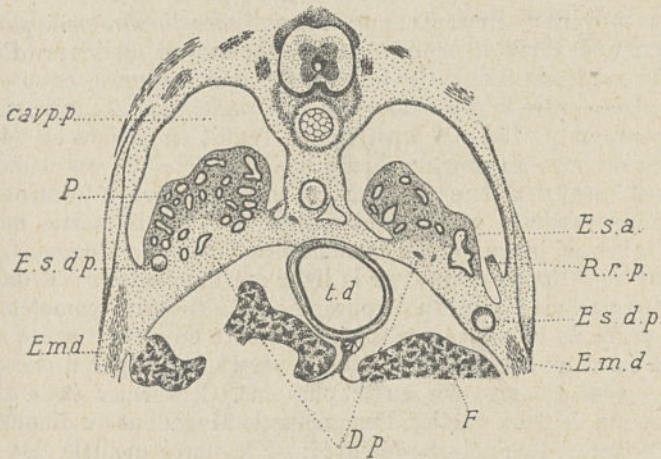


FIG. 75. — Cloisonnement du cœlome chez un embryon de Poulet de 10 jours, d'après BERTELLI.
cav. p. p., cavité pleurale primitive; — D. p., diaphragme primaire; — E. m. d., ébauche des muscles du diaphragme; — E. s. a., ébauche du sac aérien abdominal; — E. s. d. p., ébauche du sac diaphragmatique postérieur; — F., foie; — P., poumon; — R. r. p., repli des reins primitifs; — t. d., tube digestif.

cique de petits faisceaux musculaires capables de l'abaisser légèrement; il a reçu de SAPPEY le nom de *diaphragme pulmonaire*, BERTELLI le nomme *diaphragme ornithique*.

Les sacs aériens s'étendent, d'une part, entre le diaphragme définitif contre lequel ils s'appliquent étroitement par leur face dorsale qui se confond avec lui et que leur épithélium tapisse, d'autre part ils s'accolent aux parois du corps ou à celles de différents viscères, comme on va le voir.

Les sacs aériens sont au nombre de cinq de chaque côté. On peut les diviser (BERTELLI) en trois groupes : un groupe supérieur, comprenant deux sacs placés dans la partie craniale de la cavité du tronc (sacs supérieurs); un groupe moyen, composé également de deux sacs, et un groupe inférieur comprenant un seul sac.

Les sacs du groupe supérieur sont placés l'un dorsalement, l'autre ventralement. Le sac dorsal, petit, se glisse en avant et, dépassant la clavicule, vient se placer à la base du cou. Les deux sacs droit et gauche de cette paire

constituent les *sacs cervicaux* de SAPPEY. Les deux sacs supérieurs ventraux prennent un grand développement et occupent le côté ventral de la partie antérieure ou craniale du thorax. Ils se moulent sur les viscères contenus dans cette cavité, les entourent et les écartent des parties dont ils étaient primitivement voisins. Ils se réunissent sur la ligne médiane en s'accolant l'un à l'autre et la lame formée à ce niveau par leurs parois fusionnées se résorbe, de telle sorte que leurs cavités se confondent en une seule, le *réservoir interclaviculaire* de SAPPEY (considéré par lui comme un sac aérien impair). La trachée, les gros vaisseaux traversent librement cette cavité dans laquelle ils sont comme suspendus pour la raison indiquée plus haut. Le réservoir interclaviculaire émet un diverticule important qui franchit la paroi latérale du thorax et vient s'épanouir entre elle et le muscle grand pectoral. On verra plus loin son rôle dans la respiration pendant le vol.

Les sacs moyens de BERTELLI appelés aussi *sacs diaphragmatiques* (SAPPEY) sont au nombre de deux de chaque côté. Le sac moyen supérieur (diaphragmatique antérieur) forme une petite loge quadrangulaire sur les coupes frontales, et qui est placée entre la paroi du corps et le péricarde. Le sac moyen inférieur (diaphragmatique postérieur) plus allongé, le suit en arrière et s'étend assez loin au delà du bord du sternum. Les parois médiales de ces deux sacs sont situées exactement dans le prolongement l'une de l'autre et forment de chaque côté une lame verticale qui s'étend obliquement de la partie moyenne du péricarde en avant jusque vers l'extrémité postérieure du corps. Les viscères abdominaux sont donc refoulés sur la ligne médiane entre ces deux lames qui les séparent en même temps du diaphragme définitif et qui complètent avec ce dernier la paroi de la cavité péritonéale du côté cranial. A cause de cela on a considéré ces deux lames comme faisant partie de l'appareil cloisonnant du coelome et on les a comparées au diaphragme. Ce dernier était alors formé chez les Oiseaux de deux parties, l'une pleurale répondant au diaphragme pulmonaire, l'autre abdominale représentée par la paroi médiale des deux sacs moyens et qui a reçu le nom de *diaphragme thoraco-abdominal*. Cette dénomination explique l'épithète de diaphragmatiques donnée aux sacs moyens qui contribuent par leur paroi médiale à former cette cloison.

Le sac inférieur forme de chaque côté une poche très allongée qui dépasse encore en arrière les sacs moyens postérieurs et atteint jusqu'aux vertèbres caudales. Il se place à la face ventrale des reins définitifs qu'il sépare des viscères intestinaux sous-jacents.

Les parois de ces différents sacs forment donc des cloisons qui subdivisent d'une manière compliquée la cavité du tronc. Celles des sacs inter-claviculaires et moyens antérieurs accolées limitent en arrière la cavité thoracique craniale dans laquelle sont placés la trachée, les gros vaisseaux et la base du péricarde. Les sacs moyens limitent de leur côté deux grandes cavités latérales droite et gauche dont chacune est cloisonnée par une lame formée par l'accrolement de la paroi caudale du sac moyen antérieur avec la paroi craniale du sac moyen postérieur et une loge médiane dans laquelle sont renfermés les viscères abdominaux. Par conséquent, les parties antérieure et dorsale de la cavité du tronc des Oiseaux sont entièrement remplies d'air provenant soit des sacs supérieurs, soit des poumons et des cavités aériennes également ménagées sur les côtés (sacs moyens) et sur la paroi dorsale (sacs inférieurs) de la cavité viscérale, de telle façon que le poids des viscères abdominaux est entièrement réparti sur la ligne médiane et du côté ventral.

La loge viscérale moyenne renfermant les organes digestifs est aussi partiel-

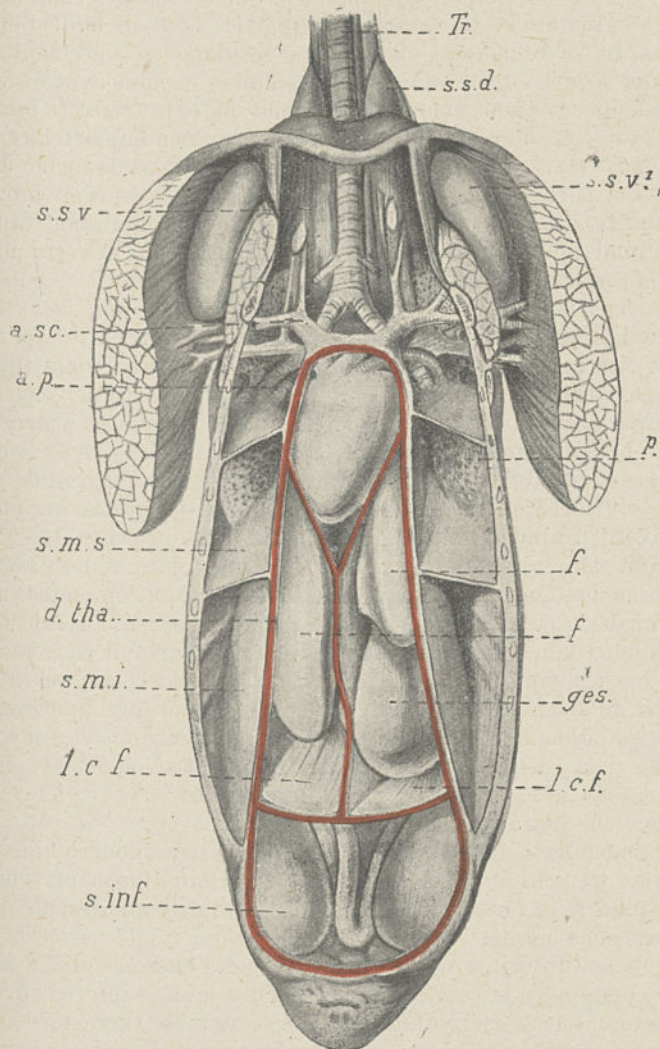


FIG. 76. — Sacs aériens et viscères d'un Canard, d'après H. STRASSER, emprunté à WIEDERSHEIM.

a. p., artère pulmonaire; — *a. sc.*, artère sous-clavière; — *d. th. a.*, diaphragme thoraco-abdominal; — *f.*, foie; — *gés.*, gésier; — *l. c. f.*, ligament coronaire du foie; — *p.*, poumon; — *s. inf.*, sac inférieur ou abdominal; — *s. m. i.*, sac moyen inférieur (diaphragmatique postérieur); — *s. m. s.*, sac moyen supérieur (diaphrag. antérieur); — *s. s. d.*, sac supérieur dorsal; — *s. s. v.*, sac supérieur ventral; — *s. s. v.*, prolongement extra-thoracique du sac supérieur ventral. — *Tr.*, trachée.

Les lignes rouges indiquent la coupe du péricarde ou du péritoine en contact ou non avec les sacs aériens.

lement divisée par deux lames, l'une médiane et ventrale qui s'étend de la pointe du péricarde à l'extrémité caudale du sternum et constitue le ligament

suspenseur du foie, l'autre transversale qui forme le ligament coronaire du foie. Ce dernier se comporte un peu différemment à droite et à gauche. A droite il s'insère d'une part sur le mésentère ventral (ligament suspenseur du foie) et à la paroi latérale du corps en formant une sorte de méso frontal dont le bord caudal s'attache au bord correspondant du sternum tandis que son bord cranial passant sur le côté dorsal du foie se continue jusqu'au hile de cet organe. Il forme donc une loge complète au lobe hépatique droit qu'il sépare de la masse intestinale. Du côté gauche le ligament coronaire se porte sur le gésier et se continue en arrière de ce dernier par un méso fortement grasseux qui le fixe à la paroi latérale du corps sur les côtés du cloaque. Ce ligament forme donc aussi de ce côté, avec le méso dorsal qui fixe le gésier, une loge complètement distincte de la loge intestinale et réservée au lobe hépatique gauche. Le gésier est contenu dans la paroi caudale de cette loge ou dans l'épaisseur du ligament coronaire gauche.

Cette subdivision de la cavité du tronc est évidemment très particulière et ne saurait être comparée à celle des autres Vertébrés que pendant les premiers stades de son développement. A ce moment, il existe une première division du tronc par le diaphragme primaire; le cœur et les viscères abdominaux sont immédiatement au contact de ce dernier, comme ils le sont chez la Tortue. Mais les sacs aériens se développent à la partie ventrale des poumons et s'insinuent dans toute l'extrémité antérieure du tronc, repoussant en arrière le cœur et formant ainsi à la face ventrale des poumons une cavité aérienne thoracique. Les sacs moyens s'étendent latéralement entre le sac interclaviculaire et la partie postérieure du corps, et refoulent sur la ligne médiane les viscères abdominaux que leurs parois médiales contiennent en formant les vastes lames désignées sous le nom de diaphragme thoraco-abdominal. Enfin les sacs inférieurs repoussent en bas ou ventralement la masse intestinale. Comme les sacs aériens ne sont autre chose que des parties du poumon revêtues d'une lame péritonéale sur une de leurs faces au moins, on peut considérer que les poumons et les sacs aériens qui en dépendent occupent la moitié antérieure du tronc dans toute sa hauteur (poumons, sacs interclaviculaires), puis se glissent dans la moitié postérieure du tronc dont ils occupent les parties latérales (sacs moyens) et la partie dorsale (sacs inférieurs). Ces derniers s'insinuent d'ailleurs dans la cavité viscérale entre les reins, accolés au squelette du bassin, et les viscères placés en dessous des reins. L'appareil aérien des Oiseaux s'étend par conséquent sur une grande partie de la cavité viscérale, et il est séparé des autres viscères par le péritoine qui revêt la face ventrale du diaphragme primaire et qui a été repoussé par les sacs aériens se développant dans l'épaisseur de ce dernier. Les poumons enfermés entre le diaphragme ornithique et la cage thoracique remplissent complètement l'espace qui leur est offert et se moulent sur les profonds espaces intercostaux, déterminés par l'énorme saillie en dedans des côtes qui impriment à la surface dorsale des poumons des sillons très marqués. Dans ces conditions, il ne peut être question d'un jeu des poumons dans les cavités pleurales et celles-ci s'atrophient en grande partie, ne laissant subsister çà et là que des lambeaux discontinus de l'endothélium pleural (BERTELLI). Les sacs aériens envoient des diverticules nombreux et variés dans les os et jusque sous la peau.

d. Mammifères. — Le cloisonnement de la cavité du tronc chez les Mammifères s'opère essentiellement avec l'aide des replis décrits plus haut, c'est-

à-dire du méso-hépatique antérieur qui uni aux mésocardes latéraux forme le septum transversum, des membranes pleuro-péricardiques, des mésos latéraux et des replis des reins primitifs ou membranes pleuro-péritonéales.

Le septum transversum est formé de très bonne heure à un moment où l'ébauche du foie n'est pas encore indiquée. Il ferme du côté caudal la cavité péricardique, mais cette fermeture ne s'étend pas du côté dorsal par lequel les deux cavités péricardique et péritonéale communiquent encore de chaque côté de l'œsophage. La fermeture de la cavité péricardique est obtenue par le développement de la membrane pleuro-péricardique qui, d'après BRACHET, dépend beaucoup plus de l'accroissement propre des parois de la cavité péricardique que d'une traction exercée par le redressement des canaux de Cuvier sur le mésoderme du septum transversal. Quoiqu'il en soit, la membrane pleuro-péricardique dont le bord médial forme un bourrelet saillant renfermant le canal de Cuvier s'approche peu à peu de la ligne médiane où se trouvent placés l'œsophage et au-devant de lui la trachée, entourés tous deux par une épaisse couche mésodermique. La membrane pleuro-péricardique se soude finalement au mésoderme placé au-devant de la trachée et à la paroi de l'oreillette reliée au mésoderme trachéal par une lame sagittale, reste du mésocarde postérieur, qui sert de chemin aux veines pulmonaires. Dès lors, la paroi dorsale du péricarde est entièrement formée. En arrière d'elle se trouvent les deux cavités renfermant les poumons et qui ont reçu de HIS le nom de récessus pulmonaires. Les récessus pulmonaires communiquent naturellement avec la cavité péritonéale par les orifices placés dorsalement de chaque côté du septum transversum. La cavité pulmonaire se séparera plus tard de la cavité péritonéale par la formation de cloisons complétant en arrière ou dorsalement le septum transversum. Ces cloisons sont constituées par deux sortes de replis : la membrane pleuro-péritonéale et les replis caudaux de fermeture. La membrane pleuro-péritonéale est homologue au repli du rein primitif du même côté (BERTELLI). Comme ce dernier le fait chez les Reptiles, elle tend à fermer caudalement la cavité pleurale. Elle est aidée en cela par les replis caudaux de fermeture (HOCHSTETTER). Celui de droite, qui est le plus marqué, naît de la portion du méso latéral qui se continue avec le foie et renferme la veine cave inférieure. Celui de gauche, en l'absence du méso latéral de ce côté qui s'est atrophié dans sa partie caudale, est formé par le mésoderme qui entoure l'œsophage au niveau du point où ce dernier passe dans l'estomac. Le mésoderme de ces replis, continu avec celui de la face craniale du foie, relie ce dernier aux membranes pleuro-péritonéales et ferme ainsi complètement les cavités pleurales du côté caudal.

Le tronc est dès lors divisé en deux grandes cavités, l'une craniale (cavité thoracique) qui renferme à la fois les cavités pleurales et la cavité péricardique, l'autre caudale (cavité abdominale) réservée aux viscères de la digestion et à l'appareil urogénital. La cloison qui sépare ces deux cavités constitue le diaphragme. Le diaphragme est formé essentiellement de deux parties, l'une ventrale (diaphragme ventral) répondant au septum transversum, l'autre dorsale (diaphragme dorsal) représenté par la membrane pleuro-péritonéale.

De même, par son développement le diaphragme est en rapport intime avec le foie. L'ébauche hépatique naît en effet sous la forme d'une gouttière entodermique qui s'enfonce dans le mésoderme du septum transversum. Bientôt les bourgeons épithéliaux partis de cette gouttière et qui représentent les deux lobes primitifs droit et gauche du foie pénètrent de plus en plus dans l'épais-

seur du septum transversum et le divisent en deux parties : l'une craniale, lamellaire, qui forme la paroi caudale de la cavité péricardique et que l'on appelle le diaphragme primaire, l'autre caudale, épaisse, intimement mêlée aux bourgeons épithéliaux du foie et se confondant avec ce dernier. Lorsque le septum transversum se soude aux autres replis qui forment le diaphragme, le tissu hépatique envahit aussi ces derniers sur une étendue plus ou moins considérable, et le foie est ainsi tout d'abord continu avec toute la face caudale du diaphragme. Peu à peu, il se forme entre cette dernière et le tissu propre du foie une fente, prolongement du coelome, qui se poursuit assez loin, détachant le foie du diaphragme sur une grande partie de son étendue. Cette fente qui se forme de chaque côté du foie n'atteint pas la ligne médiane et par conséquent laisse subsister entre le diaphragme et le foie une lame sagittale qui relie au diaphragme la face craniale du foie et constitue son ligament suspenseur. De même sur le côté dorsal la fissuration respecte une certaine étendue de l'adhérence primitive hépato-diaphragmatique en donnant naissance au ligament coronaire du foie. On peut aussi appeler avec SEDGWICK MINOR *aire phrénique* la surface par laquelle le foie, au niveau du ligament coronaire, adhère largement au diaphragme, mais il faut éviter de la confondre avec le centre phrénique du diaphragme avec lequel elle ne coïncide qu'en partie.

En même temps que s'effectuent ces changements, il en est intervenu d'autres qui amènent les cavités pleurales et péricardique à prendre leurs rapports définitifs. Les cavités pleurales s'étendent latéralement et ventralement autour de la cavité péricardique, si bien que celle-ci qui n'avait jusqu'alors de paroi propre que du côté dorsal, en acquiert aussi une du côté ventral. Le péricarde membraneux est entièrement constitué, il est revêtu par les lames médiastinales des plèvres et rattaché à la paroi ventrale de la poitrine et au diaphragme par une bande de tissu conjonctif comprise entre les deux extrémités ventrales des plèvres de chaque côté et formant le méso-péricarde.

Mésentères. — On appelle mésentères ou mésos des lames minces formées par la séreuse dérivée des parois du coelome et qui rattachent certains viscères aux parois de la cavité coelomique. Parmi ces mésos, il en est un, sagittal, qui forme le mésentère proprement dit et qui a une importance considérable. On distingue un mésentère dorsal et un mésentère ventral.

Le mésentère dorsal est formé par le rapprochement des deux moitiés du coelome au-dessus de l'intestin. Ce rapprochement ne va pas jusqu'à la fusion des deux moitiés du coelome et laisse toujours sur la ligne médiane une lame de substance qui rattache l'intestin à la colonne vertébrale. Primitivement le mésentère dorsal s'étend sur toute la longueur du tube digestif à partir de la dernière poche branchiale. Dans le cours du développement il subit chez les différents animaux ou chez un même animal, suivant les différents points de son parcours, des modifications considérables.

Le mésentère ventral est une formation très spéciale qui résulte du mode de fermeture de l'intestin céphalique et, en outre, chez les Amniotes, de la soudure qui s'établit dès le début entre le méso-hépatique antérieur et l'ombilic cutané.

L'intestin céphalique est formé par le repliement en dessous de la gouttière entodermique qui existe d'abord à sa place; il en résulte la production d'une lame sagittale placée sur sa face ventrale et qui constitue la partie la plus craniale du mésentère ventral. Cette partie a reçu le nom de mésocarde

parce que le cœur se développe dans son épaisseur. Le cœur se forme dans la partie moyenne du mésocarde et le divise en deux moitiés, l'une ventrale le mésocarde antérieur, l'autre dorsale le mésocarde postérieur. Le mésocarde antérieur disparaît de très bonne heure. Le postérieur disparaît aussi en grande partie, mais il persiste au niveau de l'oreillette dans laquelle il amène les veines pulmonaires.

Caudalement au sinus veineux, le mésocarde est croisé par le méso-hépatique antérieur qu'il ne dépasse pas chez les Ichthyopsidés, si bien que chez eux le mésentère ventral est uniquement représenté par le mésocarde. Il n'en est pas de même chez les Amniotes où le mésentère ventral offre un puissant développement. Il s'étend chez ces animaux du foie à la paroi abdominale

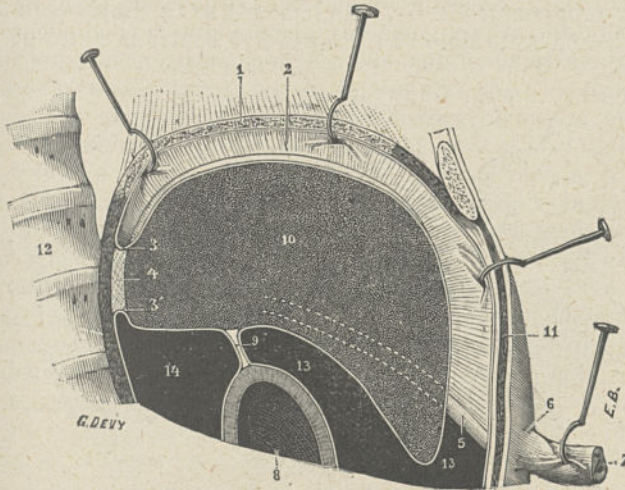


FIG. 77. — Le ligament suspenseur du foie, vu par sa face droite (demi-schématique, TESTUT).

1, diaphragme, érigné en haut. — 2, ligament suspenseur vu par sa face droite; — 3 et 3', feuillet supérieur et feuillet inférieur du ligament coronaire; — 4, bord postérieur du foie, directement en rapport avec le diaphragme; — 5, veine ombilicale; — 6, ombilic; — 7, cordon; — 8, estomac; — 9, épiploon gastro-hépatique; — 10, foie, coupé à 5 millimètres à droite du ligament suspenseur; — 11, paroi abdominale antérieure; — 12, rachis; — 13, 13, cavité abdominale; — 14, arrière-cavité des épiploons.

ventrale et peut aussi se continuer du foie sur l'estomac. Chez les Mammifères il est représenté par deux lames séparées l'une de l'autre par le foie, mais continues par leur bord caudal : le ligament gastro-hépatique qui s'étend de la petite courbure de l'estomac à la face caudale du foie qu'il rencontre sur la ligne médiane, et le ligament suspenseur du foie qui rattache la face craniale de ce dernier au diaphragme et à la paroi abdominale ventrale jusqu'à l'ombilic. Le mésentère ventral résulte chez les Mammifères du clivage qui s'établit secondairement entre le diaphragme et le foie primitivement continus. On pourrait expliquer les rapports qu'il présente avec le foie en disant que cet organe s'est développé dans son épaisseur.

Les rapports du mésentère ventral avec l'ombilic s'expliquent par ce fait que la masse mésodermique dans laquelle va se développer le foie est dès le début unie avec l'ombilic cutané. Ce rapport n'existe pas chez les Ichthyop-

sidés qui, par suite, ne présentent jamais de mésentère ventral vrai. Chez les Amphibiens ce rapport est secondaire.

Le mésentère dorsal est, en général, peu développé dans sa partie craniale où l'intestin arrive presque au contact de la colonne vertébrale. Il reste simple chez les Poissons, notamment chez les Sélaciens, où il peut d'ailleurs manquer sur une certaine longueur du tube digestif. Il disparaît totalement chez les Lamproies. Chez les Téléostéens il est remplacé par des brides irrégulièrement espacées qui rattachent la masse intestinale aux parois dorsales de l'abdomen.

Chez les Pulmonés il se complique suivant les régions du tube digestif auxquelles il appartient et il faut étudier à part le mésentère de l'intestin (mésentère proprement dit) et celui de l'estomac (mésogastre).

Mésentère proprement dit. — Cette lame est assez simple chez les animaux dont le duodénum reste libre et n'est pas fixé contre la paroi postérieure du

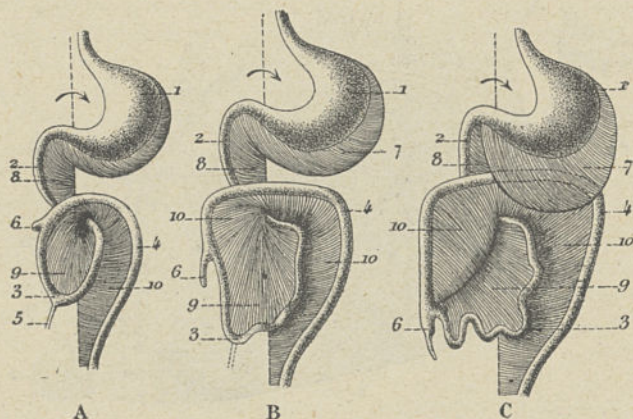


FIG. 78. — Trois stades successifs montrant le développement du tube digestif et des mésentères chez le fœtus humain. (Emprunté à TOURNEUX.)

1, estomac; — 2, duodénum; — 3, intestin grêle; — 4, côlon; — 5, conduit vitellin; — 6, bourgeon iléo-cæcal; — 7, repli gastro-colique (grand épiploon); — 8, mésoduodénum; — 9, mésentère; — 10, mésocôlon.

cœlome. Dans ce dernier cas, au contraire, la disposition du mésentère est bien plus compliquée et, pour la faire comprendre, on peut prendre pour exemple ce qui se passe chez l'Homme. L'anse intestinale primitive, dans laquelle se distinguent déjà l'intestin grêle et le gros intestin, se tord de manière que la partie initiale du gros intestin est placée du côté droit. Pour obéir à cette torsion, le mésentère se plisse fortement et comprend dès lors deux parties, l'une transversale qui supporte l'intestin grêle et la portion droite du gros intestin, et l'autre sagittale qui répond à toute la moitié gauche du gros intestin. Cette division du mésentère dorsal s'accompagne d'une vascularisation différente pour chacune de ses deux parties, la portion transversale du mésentère reçoit l'artère mésentérique supérieure qui irriguera ainsi plus tard tout l'intestin grêle et la moitié droite du côlon. Dans la portion sagittale marche la mésentérique inférieure qui se rend seulement dans la moitié gauche du côlon. Si les choses restaient ainsi, gros intestin et intestin grêle formeraient également des anses

libres dans la cavité abdominale et suspendues par un mésentère continu plissé à la manière d'un entonnoir. Mais il n'en est pas ainsi chez l'Homme. Le gros intestin se développe et forme comme une sorte de cadre embrassant l'intestin grêle. Le mésentère qui soutient le gros intestin s'applique contre la paroi postérieure de l'abdomen et se soude à elle de telle manière que cet intestin est à son tour accolé à cette paroi. Le gros intestin se subdivise en cæcum qui est plus ou moins libre, en côlon ascendant à droite, côlon transverse cranialement, côlon descendant à gauche. Au côlon descendant fait suite une partie plus flexueuse, l'S iliaque qui se termine dans le rectum. Les côlons ascendant et descendant sont accolés à la paroi postérieure de l'abdomen ou ne lui sont suspendus que par un méso très court. Le côlon transverse est rattaché à la paroi abdominale par un méso plus étendu.

En même temps que le mésentère du gros intestin s'accolait ainsi aux parois postérieures, la portion du mésentère réservée à l'intestin grêle a acquis un développement plus considérable et une grande individualité. Elle est formée par une lame très fortement plissée sur elle-même en éventail et qui s'insère, d'une part, sur la troisième vertèbre lombaire, d'autre part, sur une ligne oblique dans la paroi postérieure de l'abdomen, allant de la troisième vertèbre lombaire au point d'aboutissement de l'iléon dans le cæcum. Il résulte de tout ceci que le mésentère dorsal persiste simplement sous la forme du mésentère proprement dit, organe de soutien de l'intestin grêle, qui dérive de la partie transversale du mésentère de l'embryon et dans sa portion terminale, reste de sa partie sagittale qui soutient l'S iliaque et le rectum. Cette dernière portion s'étend des dernières vertèbres lombaires jusqu'à la troisième vertèbre sacrée. Dans tout le reste de son étendue, le mésentère dorsal s'est confondu avec la paroi postérieure de l'abdomen.

Mésogastre. — Le mésogastre se développe d'une manière considérable, particulièrement chez les Mammifères, où il forme le repli péritonéal connu sous le nom de grand épiploon. En rapport avec lui et avec la torsion que subit l'estomac se forme dans l'abdomen une cavité spéciale, sorte de retrait caché derrière l'estomac et le foie, la *bourse hépato-entérique* ou *arrière cavité des épiploons*. Cette cavité est comprise entre la face droite de l'estomac, le grand épiploon, la face caudale du foie et la paroi postérieure de l'abdomen. Son développement embryologique, assez compliqué, a été étudié chez l'Homme par SWAEN et BRACHET. On ne peut l'exposer ici avec tous les détails qu'il comporte et on se reportera pour faire comprendre la formation de cette cavité à l'ancienne explication très simple sinon complète de TOLDT. L'estomac peut être considéré au début comme symétrique, placé dans le plan sagittal, et comprenant une moitié droite et une moitié gauche, un bord dorsal répondant à la future grande courbure et un bord ventral répondant à la petite courbure. Le mésogastre vient s'attacher à la grande courbure (bord dorsal), puis se continue sur les faces latérales de l'organe et se reconstitue sur la petite courbure en une lame médiane qui s'attache à la face caudale du foie. Cette lame (*petit épiploon* ou ligament *gastro-hépatique*) fait partie du mésentère ventral. A un moment donné, l'estomac se tord sur son axe, sa face gauche devient antérieure ou ventrale, sa face droite postérieure ou dorsale. En même temps le duodénum se fixe contre la paroi dorsale et perd son mésentère. Le mésogastre s'allonge considérablement pour suivre le mouvement de torsion de l'estomac et forme un repli flottant en dessous de la grande courbure de ce dernier. Ce repli s'al-

longe de plus en plus, il forme un voile qui recouvre la masse intestinale et constitue le grand épiploon. Chez l'Homme le grand épiploon en passant au devant du côlon transverse contracte une adhérence avec lui sur toute sa longueur.

Dans le mouvement de torsion effectué par l'estomac, le ligament gastro-hépatique qui était d'abord sagittal, devient oblique à droite et son bord ventral se trouve rapproché de la paroi dorsale de l'abdomen, où il arrive en face d'un pli péritonéal saillant soulevé par la veine cave inférieure. Le bord ventral du ligament gastro-hépatique limite à ce niveau — avec le concours du duodénum caudalement, du repli de la veine cave latéralement et du foie cranialement — un orifice étroit, l'hiatus de Winslow, par lequel on peut pénétrer de la cavité péritonéale dans l'arrière-cavité des épiploons qui est limitée de la manière suivante : dorsalement par la paroi postérieure de l'abdomen, cranialement par le foie, ventralement par la face droite de l'estomac et par l'épiploon qui lui fait suite, jusqu'au côlon transverse.

Cette cavité que l'on appelle aussi parfois cavité hépato-entérique se rencontre à partir des Amphibiens, toutefois elle peut disparaître par suite de résorptions plus ou moins étendues du mésogastre.

On observe dans les embryons à un stade précoce un petit diverticule ou récessus de la cavité coelomique qui se rattache à cette grande cavité, c'est le *récessus de la cavité du grand épiploon* de HIS. Il est formé par l'intervalle qui existe entre le mésentère dorsal et le méso latéral droit. Le méso latéral vient se jeter cranialement, comme on l'a vu, dans le mésentère dorsal, de telle sorte qu'il laisse entre lui et ce dernier un petit récessus qui se termine du côté cranial. Le méso latéral se prolonge jusque sur le foie et même en arrière de ce dernier, parce qu'il renferme à ce niveau la veine cave inférieure. Le récessus de la cavité du grand épiploon se poursuit donc ainsi jusque dans la cavité abdominale. Il est rejeté tout entier du côté de cette dernière après la formation du diaphragme, et il forme alors comme l'antichambre de l'arrière-cavité des épiploons.

Résumé du cloisonnement du tronc. — A partir des Lamproies parmi les Cyclostomes le tronc est toujours divisé en deux cavités, l'une craniale, cavité péricardique, l'autre caudale, cavité du tronc proprement dite, cavité pleuro-péritonéale des Tétrapodes. Chez les Poissons ces deux cavités sont placées l'une en avant de l'autre et nettement séparées par une cloison transversale qui ne permet aucune pénétration de l'une dans l'autre.

A partir des Amphibiens la cavité péricardique est tirée en arrière et refoule caudalement la partie médiane de la cavité du tronc, au milieu de laquelle elle vient prendre place. Toutefois, la cavité du tronc reste encore unique et les viscères qu'elle renferme (poumons, reins primitifs et foie) s'étendent tous jusque dans sa partie la plus craniale.

Chez les Reptiles commence à s'indiquer une subdivision de la cavité du tronc en deux cavités secondaires, pleurale et péritonéale. Cette subdivision s'effectue par la présence des puissants replis des reins primitifs qui limitent, du côté cranial, la masse intestinale et la séparent de la cavité pleurale sans fermer toutefois entièrement cette dernière. Certains Reptiles tels que les Chéloniens présentent des cavités pleurales presque entièrement fermées par un septum horizontal qui les sépare de la masse viscérale située ventralement par rapport à elles. Cette disposition se continue chez les Oiseaux où elle se

complique extraordinairement par l'apparition des sacs aériens. Chez ces animaux, les cavités pleurales sont entièrement isolées de la cavité péritonéale. C'est une disposition que l'on observe également chez les Mammifères, mais qui s'obtient chez ces derniers par un procédé spécial en rapport avec le fonctionnement tout différent de l'appareil respiratoire.

Chez les Mammifères le tronc est divisé en deux parties par un septum transversal convexe cranialement qui sépare la cavité thoracique de la cavité abdominale. La cavité thoracique est elle-même divisée en cavité péricardique et cavité pleurale. Ces dernières, assez grandes, entourent presque complètement le péricarde, elles sont séparées l'une de l'autre du côté dorsal par la saillie que forment au-devant de la colonne l'œsophage, la trachée et les gros vaisseaux qui passent en ce point. Les cavités pleurales sont parfaitement fermées et cette occlusion parfaite est une condition essentielle du fonctionnement de l'appareil respiratoire en permettant la production du vide pleural par l'élargissement de la cavité thoracique, et par suite l'appel de l'air dans le poumon.

Il existe à partir des Amphibiens où les divers appareils contenus dans la cavité du tronc s'étendent jusqu'à l'extrémité craniale de cette dernière, une tendance à la séparation de la cavité abdominale en étages distincts. Chez les Sauriens, par exemple, en dehors de la cavité péricardique, la cavité du tronc est incomplètement subdivisée en cavité pleurale et cavité péritonéale, mais la cavité pleurale renferme encore une assez grande partie du foie. Dans les Mammifères, au contraire, les cavités pleurales sont exclusivement affectées au logement des poumons, le foie est rejeté caudalement à elles en arrière du diaphragme. Cette séparation en étages distincts pour chaque viscère se retrouve encore jusque dans la cavité péritonéale des Mammifères dans laquelle on peut distinguer un étage cranial hépato-gastrique, un étage moyen intestinal et un étage caudal ou pelvien urogénital. Cette disposition est particulièrement marquée chez l'Homme. Elle est en rapport avec la disposition spéciale des mésentères et notamment avec la soudure du mésentère du gros intestin à la paroi postérieure de l'abdomen.

BIBLIOGRAPHIE

- H. KLAATSCH. *Zur Morphol. d. Mesenterialbild*, etc. *Morpholog. Jahrbuch*, Bd 1892. — A. BRACHET. *Die Entwickel. d. grossen Körperhöhlen*, etc. *Ergebnisse d. Anat. und Entwickl.*, Bd VII, 1897. — LE MÊME. *Recherches sur l'ontogenèse de la tête*, etc. *Arch. de Biologie*, T. 23, 1907. — A. SWAEN. *Recherches sur le développ. du foie*, etc. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, 1896 et 1897. — HOCHSTETTER. *Die Entwick. d. Blutgefässyst. (nebst Herzbeutel und Zwerchfell)*. *Handbuch d. verg. u. exper. Entwickl. Lehre O. Hertwigs*, Bd III, Th. 2, 1902. — FR. KEIBEL, *Die Entwick. d. äusser. Körperform*, etc. *Hand. vergl. exper. Entwickl. Lehre. O. Hertwig's*, Bd I, Th. 2, 1902. — H. SCHAUINSLAND, *Die Entwickel. d. Eishäute d. Reptilien u. Vögel*, *ibid.*, Bd I, Th. 2, 1902. — H. STRAHL, *Die embryonalhüllen d. Säuger*, *ibid.*, *ibid.* — L. VIALLETON. *Etude sur le cœur des Lamproies*, etc. *Arch. Anat. micros.*, T. VI, 1903. — CH. SEDG. MINOT. *Genetic Interpretation in the Domain of Anatomy*. *American Journ. of Anat.*, Vol. IV, 1905. — D. BERTELLI. *Ricerche di Embriologia*, etc. *Archivio di Anatomia e di Embryologia*, Vol. IV, 1905 (renferme une abondante bibliographie). — L. VIALLETON, *Un problème de l'Évolution* de 1908.

SECTION III. — LA QUEUE ET LES MEMBRES.

ARTICLE I. — LA QUEUE.

La queue est la région formée par toute la portion du corps située en arrière du cloaque. Elle est caractérisée par l'absence du coelome. Sa limite antérieure est donnée par un plan transversal passant par l'extrémité caudale du cloaque ou par la même extrémité de l'orifice le plus postérieur parmi ceux qui remplacent le cloaque chez les Téléostéens.

Formation de la queue chez les Ichthyopsidés. — On peut prendre comme type pour cette formation ce qui se passe chez les Sélaciens. La queue de ces animaux est formée par les lobes caudaux et il résulte du mécanisme de leur développement qu'elle renferme deux tubes superposés, séparés par la chorde dorsale : le tube neural dorsalement, le tube digestif ventralement. A l'extrémité caudale ces deux tubes se continuent l'un dans l'autre par le canal neurentérique. De très bonne heure, le tube intestinal montre un renflement ovoïde, le renflement cloacal. Ce dernier indique la limite antérieure de la queue. En effet, au-devant de lui (cranialement) le coelome est large et la paroi ventrale du corps s'écarte peu à peu en dessous du tube digestif pour se continuer bientôt dans le cordon ombilical. En arrière, au contraire, le coelome est très peu marqué, il se réduit à une fente étroite et le tube digestif occupe dans cette partie toute l'épaisseur du corps en dessous de la chorde. On appelle intestin post-anal toute cette portion du tube digestif qui s'étend en arrière du cloaque jusqu'à l'extrémité caudale. La queue comprend donc à ce moment en dessous de l'ectoderme qui l'enveloppe : les somites qui s'étendent jusque vers le canal neurentérique, le tube neural, la chorde, l'intestin post-anal et le coelome très étroit qui l'entoure. De plus il existe deux gros vaisseaux, l'aorte qui suit le bord dorsal de l'intestin post-anal, la veine sous-intestinale qui court sur son bord ventral.

Les somites de la queue ne comportent pas de mésomères ou plutôt le mésomère ne se rencontre que dans les tout premiers d'entre eux qui suivent immédiatement le cloaque, ils manquent totalement dans les autres, qui chez les Sélaciens sont en nombre considérable. Ces somites s'étendent jusque vers la partie terminale de la queue où ils se continuent avec la partie insegmentée qui dérive du nœud caudal. Cette partie insegmentée produit pendant un certain temps de nouveaux somites qui s'ajoutent en arrière de ceux qui existaient déjà. Ce bourgeonnement de la queue joue un rôle considérable dans la formation du corps, et contribue pour une large part à son allongement, puisqu'il fournit un nombre considérable de somites (voy. p. 29-30). Tant que dure le bourgeonnement des somites la queue garde la constitution qu'on vient de dire et le canal neurentérique persiste. La queue offre donc à ce moment les parties essentielles que l'on trouve dans le tronc, et cette constitution rappelle la structure d'ancêtres primitifs formés sur toute leur longueur de segments homodynames, comme par exemple les Annélides.

Lorsque la production des somites est terminée le nœud caudal disparaît, le canal neurentérique s'efface, la moelle et l'intestin post-anal perdent toute

continuité entre eux et la corde les dépasse en arrière. En même temps l'intestin post-anal s'atrophie, le coelome qui l'entourait disparaît également ou se réduit à des interstices étroits, discontinus, placés autour des deux gros vaisseaux qui suivaient l'intestin primitif et qui ont persisté pour former l'artère et la veine caudales. Les myotomes qui ont succédé aux somites se sont fortement développés, leur prolongement ventral égale en importance leur partie dorsale et forme les muscles latéro-ventraux aussi puissants et aussi développés que les latéro-dorsaux.

Le long du bord dorsal et du bord ventral, l'ectoderme s'est soulevé en formant un pli sagittal qui court sur toute la longueur de la queue. Ce pli (nageoire impaire) se développe plus fortement à l'extrémité terminale où il forme avec le concours du squelette la nageoire caudale.

Ainsi s'est formé en arrière du tronc un puissant appareil moteur qui comprend les parties essentielles que l'on trouve dans le tronc et qui doit à ce titre être considéré comme une partie du corps primitif et non pas comme un appendice. Dans l'adaptation à sa fonction cette partie a perdu son coelome avec la portion du tube digestif qu'il renfermait, perte nécessitée par l'accroissement des muscles latéro-ventraux.

La queue présente déjà chez les Sélaciens dans sa partie terminale des signes d'atrophie, tels que le manque de ganglions spinaux dans les derniers métamères et la présence de demi-vertèbres.

Chez les Téléostéens la queue a la même constitution fondamentale que chez les Sélaciens, mais son développement est beaucoup plus condensé et, de plus, comme le névraxe ne se développe pas sous la forme d'une gouttière médullaire, mais sous celle d'une masse compacte, la queue tout entière a un développement massif; il n'y a pas de tube neural, pas d'intestin post-anal, mais une moelle compacte et un cordon entodermique également plein, qui se poursuivent tous les deux jusque vers le nœud caudal massif qui bourgeonne des somites nouveaux pendant un certain temps. La queue est formée ainsi par presque toute la portion située en arrière du pédicule vitellin. Il n'y a pas de renflement cloacal placé sur le trajet de l'intestin, à cause de l'état rudimentaire de l'intestin post-anal, mais un cloaque peu développé et très transitoire, situé un peu en arrière du sac vitellin, et qui se dédouble rapidement en donnant des orifices anal et uro-génital distincts.

Il en est à peu près de même chez les Ganoïdes.

Chez les Cyclostomes, la queue est formée par l'extrémité postérieure de l'œuf segmenté tout comme chez les Dipneustes. Toutefois la position près de l'extrémité caudale de l'amas de blastomères qui représentent le sac vitellin est tout à fait spéciale.

Les Urodèles et les Anoures ont une segmentation totale et la formation de la queue, mieux étudiée chez eux, peut permettre de voir comment se forme dans de semblables œufs cette région du corps. Après que la segmentation est achevée et que le blastopore (anus de Rusconi) s'est dessiné, puis fermé, l'œuf s'allonge un peu du côté de sa moitié dorsale, qui devient bientôt légèrement concave par suite de la saillie des extrémités craniale et caudale. L'extrémité caudale est un petit cône très court, à peine marqué. Elle renferme un tube neural et un intestin post-anal réunis par un canal neurentérique. Sur la base de ce cône, du côté ventral, se trouve un diverticule représentant le cloaque et indiquant la limite de la queue. Toute la moitié ventrale de l'œuf forme un gros hémisphère qui représente le sac vitellin. Le

bourgeon caudal, d'abord très court, augmente bientôt par prolifération du nœud caudal qu'il renferme. L'intestin post-anal s'allonge, l'anus s'ouvre, puis l'intestin post-anal s'atrophie et la queue devient analogue à celle des Téléostéens. Le cœlome caudal formerait, d'après GÖTTE, les deux canaux lymphatiques qui existent dans la queue, opinion peu probable, vu la distinction que l'on établit maintenant entre les cavités séreuses et le système lymphatique. La queue des larves des Amphibiens est munie d'un repli cutané analogue à celui qui forme le membre impair des Poissons, mais qui n'est pas soutenu par des formations squelettiques et qui ne présente jamais d'élargissement terminal en nageoire caudale. Cette queue persiste chez les Urodèles. Elle disparaît pendant la métamorphose chez les Anoures et cette régression

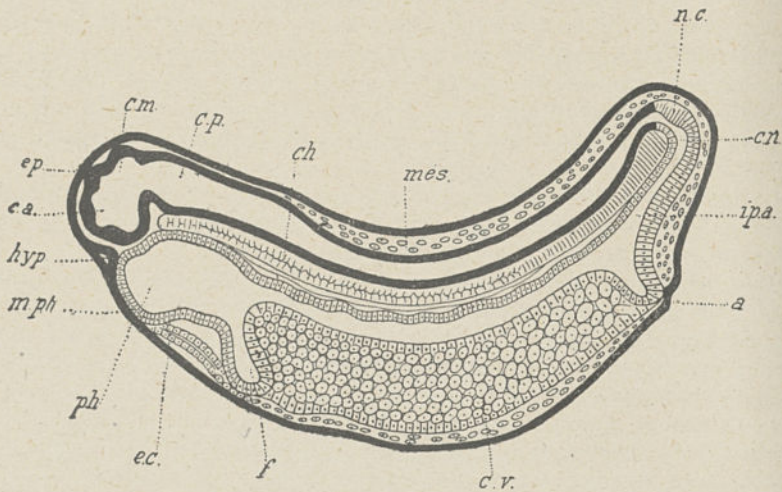


FIG. 79. — Coupe sagittale d'un embryon de Crapaud, d'après A. GÖTTE.

a, anus; — c. a., c. m., ep., cerveau antérieur, moyen, postérieur; — ch., chorde; — c. n., canal neurentérique; — c. v., cellules vitellines; — é. c., ébauche du cœur; — ep. épiphysse; — f., ébauche du foie; — hyp., hypophyse; — i. p. a., intestin post-anal; — m. ph., membrane pharyngienne; — més. mésoderme; — ph. pharynx.

s'accompagne de changements dans le système nerveux central et dans le squelette. On en parlera ailleurs.

Les Apodes se comportent, parmi les Amphibiens, d'une manière très spéciale. L'œuf est chez eux méroblastique, le blastoderme enveloppe peu à peu le vitellus qui forme un sac vitellin à pédicule très court, et qui est entraîné dans le corps, comme chez les Téléostéens, mais contrairement à ceux-ci où le sac vitellin est assez cranial, laissant derrière lui une grande partie du corps, il est chez les Apodes tout à fait caudal et la région restée libre en arrière de lui est insignifiante. Ceci est en rapport avec l'allongement du tronc et le recul du cloaque placé chez les Apodes à la partie terminale du corps (voy. III^e partie, p. 624).

Formation de la queue chez les Amniotes. — Chez tous les Amniotes sans exception, l'embryon présente à un moment donné un bourgeon caudal court, constitué comme la queue des embryons de Sélaciens et possédant un névraxe,

une chorde, des somites et le reste de la ligne primitive représentant le nœud caudal, enfin un intestin post-anal creux ou massif, c'est-à-dire représenté par un simple cordon entodermique. Mais le développement ultérieur de ce bourgeon est assez différent. Chez certaines espèces, le nombre des somites n'augmente pas et peut même se réduire par l'atrophie des plus caudaux d'entre ceux qui existent déjà; chez d'autres, au contraire il grandit beaucoup et la prolifération de la ligne primitive continuant pendant un temps assez long amène la production d'une longue queue. L'intestin post-anal s'atrophie de très bonne heure et disparaît, de même que le canal neurentérique lorsqu'il existe; la chorde et le canal neural se prolongent jusqu'à l'extrémité de la queue, mais le développement du tube neural ne se poursuit pas, et il reste à l'état de simple conduit à paroi épithéliale, non nerveuse, le *filum terminale*. De plus, les signes d'atrophie déjà constatés chez les Sélaciens sont encore bien plus marqués, ils portent à la fois sur le système musculaire qui ne se développe guère et sur les vertèbres qui ne présentent plus toutes leurs parties typiques et se réduisent toujours, au moins les plus caudales, à leur centre.

Chez la plupart des Amniotes cette réduction de la queue en fait un simple appendice du corps. Cependant chez des formes inférieures ou anciennes elle constitue vraiment un prolongement du corps lui-même comme chez les Poissons. Les Sauriens ont une queue bien développée qui continue si graduellement le corps en arrière, chez certains d'entre eux, que la limite entre les deux régions n'est reconnaissable qu'à la présence du cloaque (Sauriens serpenti-formes et Ophidiens). Les Crocodiliens ont une queue puissante, aplatie latéralement et prolongée dans le plan sagittal par une sorte de crête qui en fait un appareil locomoteur important dans la vie aquatique.

Chez tous les Oiseaux actuels, la queue est extrêmement réduite et forme comme un simple moignon terminant la colonne vertébrale. L'orifice cloacal de ces animaux au lieu de se trouver sur le plan horizontal formé par le passage du tronc à la queue comme c'était le cas chez les Reptiles, se trouve placé maintenant sur le plan oblique qui termine le tronc ventralement et en arrière.

Cette disposition conduit à celle des Mammifères où les orifices qui succèdent au cloaque sont situés sur le même plan transversal que la racine de la queue et où il se forme une région nouvelle, le périnée. La formation du périnée est due au développement du repli périnéal. Elle prend toute son importance chez les Mammifères à cause du développement de muscles particuliers annexés à la terminaison du tube digestif ou à l'appareil uro-génital. L'éperon périnéal est formé par la lame frontale ento-mésodermique qui sépare le pédicule de l'allantoïde du canal intestinal. D'après TOURNEUX cet éperon s'abaisserait progressivement vers la membrane cloacale avec laquelle il arriverait bientôt au contact. La membrane cloacale s'est alors épaissie et forme le bouchon cloacal. L'éperon périnéal se soude au bouchon cloacal qui finit par se désagréger laissant à sa place deux orifices, l'orifice anal dorsalement, l'orifice uro-génital ventralement. Les détails concernant cet orifice seront donnés à propos du système uro-génital.

Lorsque la formation du périnée est achevée, le tronc des Mammifères se termine caudalement par un plan transversal, le plan périnéal au-dessus duquel, dorsalement, se trouve placée la queue. A ce niveau celle-ci a toujours un diamètre inférieur à celui du plan périnéal, et elle se montre par conséquent

comme un simple appendice plus ou moins développé continuant la colonne dorsale; exception doit être faite cependant pour les Cétacés et les Siréniens où la queue très développée continue régulièrement le tronc en arrière.

BIBLIOGRAPHIE

Pour la queue, voy. le développement de l'extrémité caudale dans les classiques et en outre: FR. KEIBEL. *Die Entwickl. d. äuss. Körperform*, etc. Handb. verg. exp. Entw. O'Hertwig's, Bd I, Th. II, 1902. — H. BRAUS. *Die Entwickl. d. Form d. Extremitäten*, etc., *ibid.*, Bd III, Th. II, 1904.

ARTICLE II. — LES MEMBRES.

Dès que les arcs viscéraux sont formés, les *membres* ou *extrémités* font leur apparition.

Les membres sont chez les Poissons de deux sortes : les uns placés dans le plan sagittal constituent les membres impairs, les autres, situés originellement dans le plan horizontal et toujours bilatéraux, constituent les membres pairs. Chez les Amniotes, ces derniers existent seuls.

L'ébauche primitive des membres est la même dans les deux cas et consiste en un pli saillant de l'ectoderme dans lequel s'engage le feuillet moyen.

L'ébauche des membres impairs est représentée par un repli continu qui commence en arrière de la région branchiale sur la ligne médiane du dos, se poursuit en arrière sur toute la longueur de l'animal, contourne l'extrémité caudale et se continue en avant jusqu'au cloaque.

Celle des membres pairs est représentée par quatre replis analogues au précédent mais placés sur les côtés du corps, et formant deux paires, l'une antérieure située immédiatement derrière la région branchiale, l'autre postérieure au niveau du cloaque. Les deux ébauches d'un même côté sont séparées l'une de l'autre par un intervalle plus ou moins grand, mais il existe entre elles, chez certains animaux (Mammifères) une ligne continue de cellules ectodermiques hautes, qui permettent d'admettre l'existence antérieure d'un repli latéral continu dont les membres ne seraient que les extrémités craniale et caudale, devenues indépendantes par atrophie de sa partie moyenne. Ce repli était sans doute primitivement horizontal, comme permet de le supposer la disposition des nageoires paires chez certains Sélaciens primitifs, mais déjà chez beaucoup de Poissons il abandonne le plan frontal et va en s'abaissant graduellement d'avant en arrière, si l'on en juge par la direction de l'attache des membres pairs qui lui succèdent. De plus, ces attaches d'abord très étendues se rétrécissent peu à peu d'avant en arrière et le membre se sépare de plus en plus du corps.

Le mésoderme qui envahit l'ébauche des membres consiste en mésenchyme et en bourgeons musculaires venus des myotomes. Dans les cas typiques chaque myotome fournit au membre deux bourgeons qui gardent pendant un certain temps la structure épithéliale du myotome primitif. Dans d'autres cas ces bourgeons ne sont pas limités d'une manière nette et forment des masses diffusives envahissant le mésenchyme. L'ébauche des membres pairs répond toujours à un nombre de segments primordiaux assez élevé; chez les Sélaciens, ce nombre peut s'élever jusqu'à vingt-six (membre pectoral de la Torpille) et chez les Amniotes il ne descend jamais au-dessous de cinq. Comme chacun de

cf. Schwenk & Mollat - in E. Baur. Pomm. page 480

ces segments lui envoie des bourgeons musculaires propres et un rameau nerveux de sa paire rachidienne, cette ébauche devient métamérique.

Le squelette des membres s'articule à leur attache sur le corps avec des pièces squelettiques disposées en ceintures autour du tronc, ce sont les ceintures pectorale pour le membre antérieur, pelvienne pour le membre postérieur. Ces membres reçoivent à cause de cela les dénominations de membre pelvien et de membre pectoral. Les membres pectoral et pelvien présentent entre eux une homologie sériale, c'est-à-dire sont homodynames. Ils sont représentés par les nageoires paires des Poissons et par les pattes des Quadru-

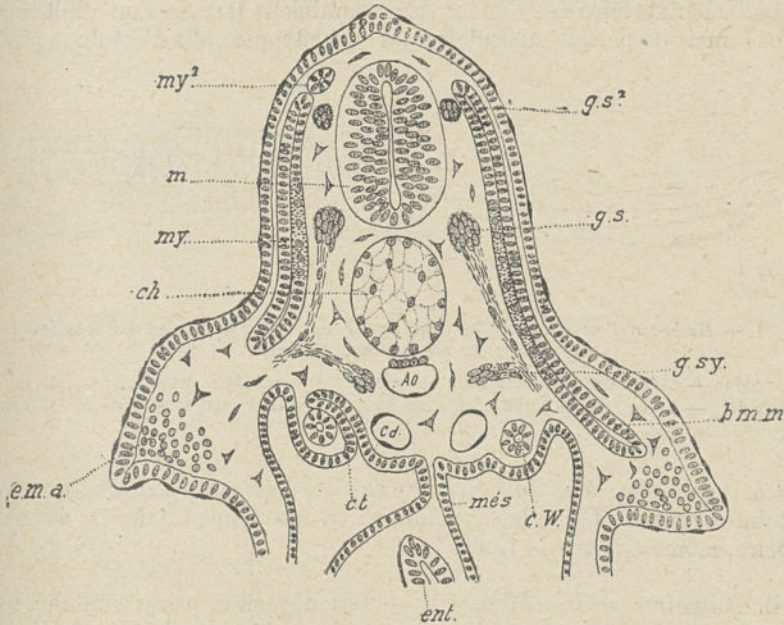


FIG. 80. — Coupe transversale d'un embryon de Torpille passant par l'ébauche du membre antérieur.

Ao., aorte; — *b. m. m.*, bourgeon musculaire pour le membre; — *c. d.*, veine cardinale; — *ch.*, chorde; — *c. t.*, canalicule transverse du corps de Wolff; — *c. W.*, canal de Wolff; — *é. m. a.*, ébauche du membre antérieur; — *ent.*, entoderme; — *g. s.*, ganglion spinal; — *g. s²*, ganglion spinal appartenant à un autre métamère; — *g. sy.*, ganglion sympathique; — *m.*, moelle; — *més.*, mésentère; — *my.*, myotome; — *my²*, myotome appartenant à un autre métamère.

pèdes. Ces deux catégories de membres, bien que dérivant peut-être d'une forme initiale commune, présentent cependant des différences de structure tellement considérables qu'elles sont actuellement irréductibles l'une à l'autre. Comme d'autre part la convergence, suite d'adaptations identiques, peut donner à certaines pattes l'apparence de nageoires (Ichthyosaures, Plésiosaures, Cétacés), il faut désigner chacune de ces catégories de membres pairs par un nom spécial. On peut employer celui de *pterygium* pour la nageoire, de *chiridium* pour la patte (HUXLEY, BRAUS).

On examinera ici seulement la forme générale des membres et la part qu'ils prennent à l'édification du corps. Les questions se rapportant à leur origine et

à leur signification morphologique exigent pour être comprises la connaissance du squelette et ne seront traitées qu'après ce dernier.

A. *Nageoires impaires (Pinnae)*. — Les nageoires impaires dérivent de la lame sagittale continue décrite plus haut. Cette lame existe chez les embryons de tous les Poissons, puis elle s'atrophie dans certaines parties de son étendue, tandis que les portions persistantes forment les nageoires dorsales et anales si diverses. A la queue elle persiste toujours et se développe beaucoup pour former la lame de la nageoire caudale. VAN WIJHE a proposé pour ces nageoires le nom de pinnes (pinnae).

La lame natatoire de la queue des Amphibiens larvaires ou adultes ne renferme jamais de parties musculaires ou squelettiques, elle n'est donc pas entiè-

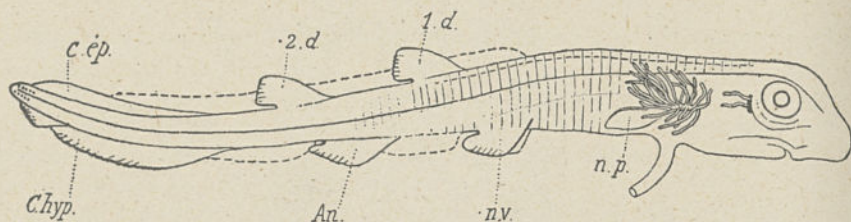


FIG. 81. — Embryon d'un Sélacien (*Scyllium*), pour montrer la formation des nageoires impaires aux dépens du pli continu, d'après P. MAYER.

An., anale; — c. ép., nageoire caudale, lobe épichordal; — C. hyp., nageoire caudale, lobe hypochordal; — 1. d., 2. d., première, seconde dorsales; — n. p., nageoire pectorale; — n. v., nageoire ventrale.

rement homologue à la nageoire impaire des Poissons, pas plus que celle de certains Reptiles. Chez les Amniotes, on ne trouve jamais de nageoire impaire, même à l'état de trace.

B. *Nageoires paires (Pterygia)*. — Les nageoires paires sont au nombre de quatre, deux pectorales placées à la partie antérieure du tronc et deux ventrales situées près du cloaque, mais la position de ces dernières peut varier beaucoup et chez quelques Téléostéens elles passent en avant des pectorales.

Leur forme est celle d'une palette de dimensions très variables, mais comprenant toujours une partie basale plus épaisse qui renferme le squelette principal, et une partie périphérique très mince formée par un simple repli de peau soutenu soit par des filaments cornés appelés *ceratotrichia*, soit par des os de membrane (*actinotrichia*).

Leur base est toujours aplatie, mais son plan a des directions très diverses, On a vu que les nageoires paires naissent comme des plis latéraux situés dans le plan horizontal, de telle sorte que chacune d'elles a un bord cranial et un bord caudal, mais elles gardent très rarement cette position et en général elles deviennent obliques par rapport à leur situation primitive, leur bord cranial se dirigeant dorsalement, le caudal ventralement pour les nageoires pectorales tandis que ces mêmes bords présentent une direction inverse pour les ventrales. Les nageoires pectorales peuvent même prendre chez certains Téléostéens une direction tout à fait verticale.

La forme des nageoires est extrêmement variable et adaptée à des fonctions très diverses. D'une façon générale, elles constituent des quilles latérales destinées à empêcher la rotation du Poisson sur son axe longitudinal; les pectorales lui aident aussi à changer sa direction et à s'arrêter lorsqu'il a acquis par sa nageoire caudale une vive impulsion. Elles ont peu d'importance dans la définition de la forme du corps dont elles ne sont souvent que des appendices, sauf dans la famille des Raies.

Chez ces animaux, les nageoires restent dans le plan horizontal, l'extrémité antérieure des pectorales forme une saillie ou une corne aplatie, qui passe au-devant des branchies et du rostre, puis se soude sur toute sa longueur avec la région branchiale et avec la tête. Cette disposition entraîne avec elle une

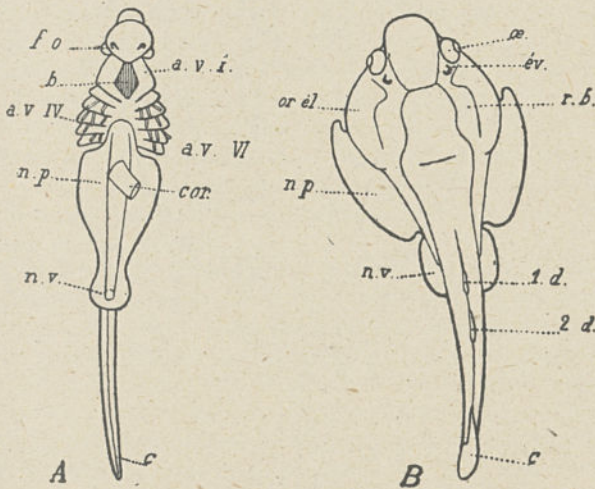


FIG. 82. — Formation du disque céphalique chez les Torpilles.

A, embryon plus jeune, vu par la face ventrale. — B, embryon plus avancé, vu par la face dorsale. (*Torp. marmorata*.)

a. v. I., a. v. VI, arcs viscéraux; — b, bouche; — c, nageoire caudale; — cor., cordon ombilical; — 1 d, première dorsale; — 2 d., deuxième dorsale; — év., évent; — f. o., fossette olfactive; — n. p., nageoire pectorale; — n. v., nageoire ventrale; — œ., œil; — or. él., organe électrique; — r. b., région branchiale.

série de corrélations telles que : la situation ventrale des orifices branchiaux, la substitution du membre pectoral à la queue comme principal moteur, la vie sur le fond de la mer, etc. Chez les Torpilles, le disque céphalique est formé à la fois par la nageoire pectorale qui se comporte comme celle des Raies et par l'organe électrique dérivé des muscles branchiaux. La nageoire pectorale est beaucoup moins puissante que chez les Raies et corrélativement la queue, plus forte, possède une nageoire caudale plus développée.

C. *Pattes (Chiridia)*. — Les membres connus sous ce nom et encore appelés membres pentadactyles sont communs à tous les Vertébrés placés au-dessus des Poissons. Ils ont une forme bien plus fixe que les pterygia et leur squelette est aussi plus facile à ramener à un type commun. Ils sont divisibles en trois segments principaux : le bras = cuisse, l'avant-bras = jambe, la main = pied.

Pour la brièveté il est commode de désigner chacun de ces segments, en commençant par le proximal, sous les noms de stylopode, zeugopode et autopode qui se rapportent plus particulièrement à leur squelette il est vrai, mais qui peuvent cependant leur être étendus.

Ces segments s'indiquent de bonne heure sur l'ébauche du membre. Celle-ci naît, comme chez les Sélaciens, sous la forme d'une crête latérale d'abord assez large, qui se rétrécit plus tard d'avant en arrière et prend l'aspect d'un cylindre

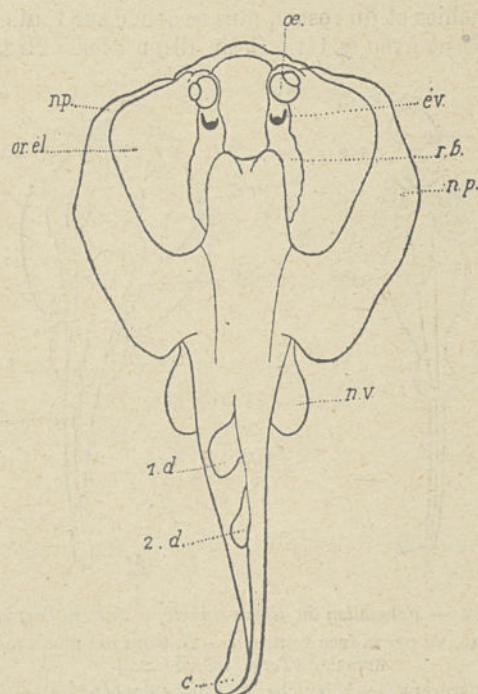


FIG. 83. — Formation du disque céphalique chez les Torpilles.

Embryon de *T. ocellata*, plus avancé que ceux de la fig. 82, vu par la face dorsale.

c., nageoire caudale; — 1. d., première dorsale; — 2. d., deuxième dorsale; — év., évent; — n. p., nageoire pectorale (étendue jusqu'auprès de l'œil); — n. v., nageoire ventrale; — œ., œil; — or. él., organe électrique; — r. b., région branchiale.

ou d'un moignon à extrémité élargie en palette. Chose curieuse cette crête est plus large chez les Amniotes que chez les Amphibiens et elle rappelle ainsi mieux que chez ces derniers la disposition primitive. Il faut ajouter aussi que chez les Mammifères les deux ébauches d'un même côté sont reliées par la ligne de hautes cellules ectodermiques signalées plus haut, alors qu'elles ne le sont déjà plus chez les Sélaciens. Comme chez les Poissons cette ébauche du membre ne conserve pas son horizontalité primitive et son plan cranio-caudal change de direction, mais il se manifeste encore d'autres torsions qui s'exercent dans les segments et dont on reparlera brièvement plus loin.

Forme des pattes, ses rapports avec la configuration du corps. — La forme générale des membres des Tétrapodes est assez simple, c'est celle d'un support à extrémité plus ou moins élargie en palette. Entre chacun des articles du membre, puis entre le stylopede et la ceinture se trouve une articulation généralement très mobile. Au niveau de ces articulations les segments forment entre eux ou avec la ceinture des angles assez marqués.

Dans leur forme la plus simple, les membres peuvent à peine soulever le corps au-dessus du sol qu'il touche par sa face ventrale; c'est la forme reptilienne. Le stylopede est alors disposé à angle droit sur le plan sagittal et passe lui-même par un plan transversal; le zeugopode contenu dans le même plan transversal est perpendiculaire au stylopede, son bord radial ou tibial étant tourné cranialement, son bord cubital ou péronéal caudalement. L'angle que forment ensemble les deux premiers segments du membre (coude, genou), est contenu dans le même plan transversal que ces deux articles et a son sommet tourné en dehors, son ouverture en dedans et en bas. L'autopode se plie à angle droit sur le zeugopode, sa face ventrale touchant terre et ses bords cranial et caudal étant tournés comme au début. Le membre est alors grêle, ses attaches au corps sont étroites et il influe peu sur la physionomie du corps qui garde un aspect pisciforme très marqué (Urodèles). Cette disposition est réalisée à peu près (avec différentes adaptations s'entend), chez la plupart des Amphibiens et des Reptiles.

Chez les Oiseaux et les Mammifères (mais il y a eu aussi des précurseurs tels que les Dinosauriens et les Théromorphes fossiles), les membres se rapprochent de l'axe du corps, leurs attaches sur ce dernier deviennent plus importantes et plus larges, en même temps ils subissent une torsion marquée en ce que le stylopede abandonne le plan transversal pour se porter dans un plan plus ou moins parallèle au plan sagittal. Dans ce mouvement le coude et le genou sont naturellement entraînés loin de leur position primitive et en sens inverse l'un de l'autre, de telle manière que le coude a son sommet dirigé en arrière, son ouverture en avant, le genou son sommet en avant, son ouverture en arrière. Cette torsion s'accompagne naturellement de torsions corrélatives et compensatrices des deux autres segments.

Ces différentes torsions varient beaucoup en amplitude suivant les animaux; elles sont en général moins prononcées chez les Plantigrades — dont les divers segments du membre ne sont pas tout à fait dans le même plan para-sagittal — que chez les Ongulés et surtout les Chevaux où elles sont à leur maximum, les segments du membre étant plus exactement contenus dans un même plan.

Ainsi les membres à effort perpendiculaire à l'axe du corps (Urodèles, Reptiles) se sont transformés en membres à effort parallèle à ce dernier et dont le rendement est infiniment supérieur au point de vue de la locomotion. En même temps ils se sont resserrés contre le corps, ils ont tendu leurs segments dans le sens de la verticale et sont arrivés de cette manière à élever fortement le corps au-dessus du sol, à permettre la course et le saut (Oiseaux, Mammifères).

Enfin, chez l'Homme, avec la station debout, les membres postérieurs se sont placés dans l'axe du corps qu'ils continuent très naturellement, et l'ensemble a pris une forme qui s'éloigne beaucoup du type primitif. Le développement des masses musculaires des membres l'emporte alors beaucoup, comme chez les autres Mammifères et chez les Oiseaux, sur celui des muscles du tronc,

et ainsi se trouve presque entièrement effacée la métamérie primitive du système musculaire, qui n'est plus conservée, avec d'importantes modifications d'ailleurs, que dans la musculature du tronc seulement. L'influence des membres sur la forme et sur la structure de l'organisme est ici portée à son maximum.

Pour la bibliographie voyez l'article précédent.

DEUXIÈME PARTIE

SYSTÈMES ET APPAREILS

CHAPITRE PREMIER

TÉGUMENT

Le tégument est l'enveloppe du corps. Intermédiaire entre le milieu ambiant et l'être vivant, le tégument a une importance considérable, il est la source de presque tous les organes des sens, sinon de tous originairement, et sa constitution est en corrélation intime avec une grande partie de l'organisation.

Contrairement aux Invertébrés où le tégument est intimement uni aux muscles sous-jacents et ne peut guère en être séparé, les Vertébrés possèdent une enveloppe tégumentaire bien individualisée qui se détache aisément du corps qu'elle recouvre, sauf dans quelques points de l'organisme ou dans certains groupes, à cause de dispositions particulières que l'on verra plus loin. Mais même dans ce dernier cas, le tégument se distingue nettement des muscles sous-jacents et n'est jamais confondu avec eux. L'enveloppe tégumentaire s'appelle la peau.

I. — PEAU.

La peau est une membrane plus ou moins épaisse, constituée partout de deux couches différentes, l'épiderme en dehors, le derme en dedans, et qui renferme en outre des annexes très variées auxquelles elle emprunte des caractères différents dans chaque classe.

Les deux couches fondamentales du tégument (épiderme et derme) ont une origine et une constitution bien différentes. La couche externe, épithéliale, dérive directement de l'ectoderme, la couche interne, conjonctive, est d'origine mésodermique.

Épiderme. — Contrairement à ce que l'on observe chez les Invertébrés et l'Amphioxus, où l'épithélium tégumentaire forme une couche unique de

cellules, l'épiderme des Vertébrés est toujours composé de plusieurs couches de cellules superposées, dont la plus profonde, reposant sur une mince lame basale qui la sépare du derme, est formée de cellules cylindriques verticales qui engendrent les cellules plus superficielles (couche génératrice). Au-dessus de la couche génératrice se disposent en rangées plus ou moins nombreuses des cellules polygonales, d'abord à diamètres sensiblement égaux, puis qui vont en s'aplatissant de plus en plus à mesure qu'on se rapproche de la superficie ou qui se modifient diversement pour constituer la limite du tégument (Poissons).

Chez les Poissons on ne peut guère parler de couches nettement distinctes les unes des autres dans l'épaisseur de l'épiderme. Les cellules qui surmontent la couche génératrice ont partout sensiblement la même apparence. On trouve seulement au milieu d'elles certaines cellules plus volumineuses, de forme et de réactions très diverses et qui caractérisent très nettement la peau de ces animaux; ce sont les cellules en massues, les cellules à granulations, les cellules à mucus. Les deux premières espèces ne se rencontrent pas toujours, mais les cellules à mucus ne manquent jamais et s'ouvrent en grand nombre à la surface de l'épiderme qu'elles revêtent constamment d'une couche glissante et protectrice de mucus. Les cellules les plus superficielles sont, chez les Cyclostomes, cylindriques ou cubiques et munies d'un plateau cuticulaire strié.

Chez les Amphibiens, l'épiderme des larves aquatiques se rapproche de celui des Poissons, bien qu'il manque de cellules en massues et à granulations. Il est composé de deux couches seulement, dont la superficielle porte chez les très jeunes larves des cils qu'elle perd bientôt. Les cellules à mucus qu'il renferme sont très volumineuses.

Lorsqu'ils abandonnent la vie aquatique, les Amphibiens acquièrent un épiderme un peu différent. Le nombre des couches cellulaires augmente, les cellules à mucus disparaissent. Les cellules les plus superficielles de l'épiderme s'aplatissent beaucoup, mais elles se continuent avec celles de la profondeur par des gradations insensibles qui empêchent de décrire des couches distinctes, et elles subissent une sorte de kératinisation à la suite de laquelle la couche la plus superficielle peut s'enlever dans sa totalité comme un gant, en gardant la forme du corps qu'elle revêtait. L'épiderme des Amphibiens est toujours accompagné de nombreuses glandes dont on parlera plus loin.

Chez les Amniotes l'épiderme est toujours pourvu à sa surface de couches cornées, mais sa constitution est différente chez les Sauropsidés et chez les Mammifères.

Chez les premiers il se compose d'une couche génératrice et d'un corps de Malpighi généralement peu épais auquel succède immédiatement une couche cornée formée d'un nombre variable de lits de cellules aplaties dont le noyau ne se colore plus par les réactifs, et qui sont elles-mêmes profondément modifiées par la kératinisation. Cette couche cornée de l'épiderme est surtout développée au niveau des écailles, mais elle existe partout et forme la surface de la peau. Elle est transparente ou colorée suivant les cas. Elle est soumise chez certains Reptiles à une mue périodique totale, pendant laquelle elle desquame tout entière (Serpents).

Chez les Mammifères, l'épiderme est beaucoup plus compliqué, il comprend : 1° une couche génératrice; 2° un corps de Malpighi; 3° une couche granuleuse; 4° une couche transparente (stratum lucidum); 5° une couche cornée, dont la

superficie, en desquamation incessante, est souvent désignée comme 6^e couche desquamante.

L'épiderme des Mammifères, contrairement à celui des Sauropsidés, offre une épaisseur très inégale à cause des papilles dermiques qui le pénètrent plus ou moins profondément. Ses couches profondes (génératrice et de Malpighi) suivent le mouvement des papilles, c'est-à-dire sont fortement sinueuses, mais cette disposition s'atténue déjà dans la partie supérieure du corps de Malpighi et la couche granuleuse n'a plus que des ondulations peu marquées. Cette couche renferme une substance spéciale (éléidine, kérato-hyaline) qui joue un rôle dans la kératinisation un peu particulière des couches superficielles. Celles-ci, en général assez minces, atteignent sur les parties nues de la face palmaire ou plantaire des mains ou des pieds une épaisseur considérable. L'épiderme renferme chez les Mammifères tout le pigment de la peau qui est exclusivement cantonné dans ses couches profondes. Il se comporte de même dans les plumes des Oiseaux et dans les écailles de certains Reptiles. Mais chez les autres Vertébrés, il ne renferme point de pigment dans ses propres cellules et peut admettre simplement quelques cellules pigmentaires venues du derme par migration.

Derme. — Le derme est partout formé de faisceaux connectifs puissants entrelacés de diverses manières et qui donnent à la peau sa résistance et son élasticité.

Chez tous les Vertébrés à sang froid (Cyclostomes, Poissons, Amphibiens, Reptiles), le derme offre une structure extrêmement régulière et qui se rapproche beaucoup de celle des aponévroses. Les faisceaux connectifs qui le constituent sont disposés en une série de plans superposés dans chacun desquels ils sont tous parallèles entre eux, mais perpendiculaires à ceux des plans voisins. Il se forme ainsi une série de lits de fibres à direction croisée (voy. fig. 85, *d.*) qui donnent à l'ensemble une grande résistance, d'autant plus que ces lits sont traversés de distance en distance par des faisceaux connectifs verticaux qui s'élèvent de la profondeur à la surface et les relient solidement entre eux. Ces faisceaux verticaux servent aussi de chemin aux vaisseaux sanguins qui s'épanouissent à la limite superficielle du derme en un réseau capillaire très serré. Chez ces animaux, la surface du derme est toujours lisse et plane et, sauf en certains points très limités, n'offre jamais de papilles.

Chez les Vertébrés à sang chaud la structure du derme n'offre plus du tout

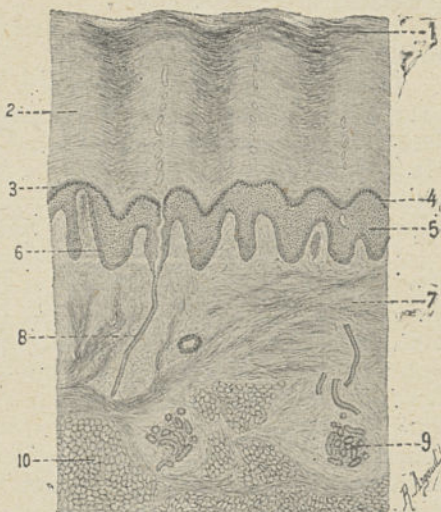


FIG. 84. — Coupe de la peau de la pulpe du doigt, d'après TOURNEUX.

- 1, couche desquamante; — 2, couche cornée; — 3, couche transparente; — 4, couche granuleuse; — 5, couche de Malpighi; — 6, couche génératrice; — 7, derme cutané, dont la surface est hérissée de papilles s'enfonçant dans l'épiderme; une de ces papilles renferme un corpuscule de Meissner; — 8, canal excréteur d'une glande sudoripare; — 9, glomérule d'une glande sudoripare; — 10, pannicule adipeux sous-cutané.

cette régularité et se compose de puissantes fibres conjonctives entrelacées de mille manières et présentant toutes les directions possibles. De plus, à la surface du derme se rencontrent de petites élevures, les papilles. Les papilles sont peu abondantes, mais grandes chez les Sauropsidés où elles coïncident avec les écailles ou avec les plumes dont elles forment la partie mésodermique. Chez les Mammifères les papilles sont beaucoup plus petites mais beaucoup plus nombreuses, et forment sur toute la surface du derme un revêtement accidenté dont les saillies s'enfoncent dans les dépressions correspondantes de l'épiderme. Elles renferment toujours un bouquet vasculaire et souvent des corpuscules sensoriels spéciaux.

En dehors de ces caractères généraux le derme offre des particularités intéressantes suivant les groupes.

Chez les Poissons (*sensu latiori*), la face profonde du derme repose directement sur les muscles et donne attache aux myoseptes qui s'y insèrent très fortement de sorte que la peau ne peut point être enlevée du corps comme cela est possible chez les autres Vertébrés. Mais cette exception à la règle n'est pas du tout un rappel de ce qui existe chez les Invertébrés. C'est le résultat de l'organisation de la musculature (voy. Système musculaire).

Chez les Urodèles dont la musculature offre tant de ressemblance avec celle des Poissons le derme est de même solidement retenu par les myoseptes dans l'étendue du tronc et de la queue. Sur les membres, au contraire, et sur la tête il n'est relié aux parties sous-jacentes que par du tissu conjonctif lâche de glissement facile à rompre et présente par conséquent la disposition générale. Chez les Anoures le derme se sépare encore plus aisément à cause de l'existence des grands sacs lymphatiques sous-cutanés sur lesquels la peau se meut comme sur une bourse séreuse. Cependant il est encore, en certains points, fortement rattaché au corps par les lames fibreuses verticales qui limitent latéralement les sacs lymphatiques et s'insèrent à sa face profonde.

Chez les Reptiles le derme est généralement rattaché aux plans sous-jacents par du tissu conjonctif lâche, cependant on trouve de nombreuses exceptions, au moins pour certaines régions, par exemple dans la carapace des Tortues où il est confondu avec les os du squelette axial; il en est de même sur la tête de nombreuses espèces où il ne se distingue point du périoste.

Chez les Oiseaux et chez les Mammifères le derme qui repose toujours, sauf en quelques points limités, sur une couche de glissement bien nette, est aussi plus vascularisé que chez les animaux à sang froid. Les annexes qu'il porte, pourvues de papilles riches en vaisseaux, expliquent déjà ce développement de l'appareil vasculaire, mais ce dernier se trouve encore en rapport dans la peau avec d'autres fonctions, par exemple avec les fonctions de nutrition (la peau renferme une grande partie des réserves graisseuses) et de calorification, c'est-à-dire de régulation de la température. Cette régulation est obtenue soit par les mouvements imprimés aux plumes et qui leur permettent de protéger plus ou moins efficacement le corps contre la déperdition de la chaleur, soit et plus encore par l'intervention des glandes sudoripares chez les Mammifères.

L'accumulation de la graisse dans le derme ne présente une certaine importance et une valeur physiologique incontestable que chez les animaux à sang chaud. On rencontre bien sans doute en quelques points chez certains Poissons une couche plus épaisse de cellules adipeuses sous le derme, et de préférence sous la peau du ventre et de la queue, mais cela n'aboutit jamais à la formation

d'un pannicule adipeux comme chez les Oiseaux et chez certains Mammifères. Chez ces derniers, où il présente son développement maximum, le pannicule adipeux est produit par une infiltration abondante, parfois véritablement extraordinaire de cellules adipeuses qui se développent dans l'épaisseur du derme et le subdivisent en deux couches, l'une superficielle sous-épidermique, quelquefois très mince, l'autre profonde, constituée comme le derme lui-même par une membrane fibreuse continue reliée aux plans sous-jacents par la couche de glissement habituelle. Entre ces deux lames dermiques prennent place une série de petits lobules adipeux formés chacun d'un grand nombre de cellules adipeuses réunies en un peloton autour d'une charpente conjonctivo-vasculaire propre. Entre ces pelotons circulent des travées connectives reliant, sous tension, les deux lames superficielle et profonde du derme, de telle sorte que le tissu adipeux est comprimé et que ses lobules font saillie à la surface de la section dès qu'on coupe le pannicule.

Le derme peut renfermer des fibres musculaires; il contient souvent des fibres striées qui forment certains muscles cutanés dont les deux extrémités sont placées dans l'épaisseur du derme qu'ils froncent par leur contraction, ou bien qui ont une de leurs extrémités intradermique, l'autre insérée sur un os comme c'est le cas pour les muscles de la face. Il renferme aussi des fibres lisses disposées soit en fascicules distincts (arrecteurs des poils), soit en surface (muscle du mamelon, du scrotum). Le derme renferme en outre le pigment de la peau, principalement chez les Vertébrés inférieurs où il le contient seul, disposé dans des cellules particulières, les chromoblastes, éléments mobiles qui peuvent s'étaler ou se rétracter en boule de manière à donner des colorations variées.

BIBLIOGRAPHIE

E. FICALBI. *Ricerche istologica sul Tegumento dei Serpenti*. (Atti. d. Soc. Toscana d. Scienze nat., Vol. IX, 1888. — F. LEYDIG. *Zum Integument niederer Tiere abermals*. Biolog. Centralbl., Bd XXI, 1892. — F. MAURER. *Die Epidermis und ihre Abkömmlinge*, Leipzig, 1895. — G. RETZIUS. *Ueber den Bau der Haut von Myxine glutinosa*. Biol. Unters. N. F., XII, 1905. — J. NUSSBAUM und W. KULCZYCKI. *Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere*. Anat. Anz., Bd XXVIII, 1906; — A. SCHUBERG. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien*. Zeitschr. f. wis. Zoologie, Bd 90, 1908. — F. K. STUDNICKA. *Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten*, 15 Taf. u. 10 fig., Anat. Hefte. Abt. 1, Arb. a. anat. Inst. H., 117 (Bd. 39, H. 1), 1909.

II. — ANNEXES DE LA PEAU.

Les annexes de la peau sont : 1^o des organes de protection, 2^o des organes sensoriels, 3^o des glandes.

A. Organes de protection.

Les organes de protection jouent un grand rôle, car ils protègent à la fois le tissu de la peau assez délicat par lui-même et le corps entier. Cette protection s'exerce non seulement contre les vulnérations de l'extérieur, mais encore, chez les Vertébrés supérieurs, contre la déperdition de la chaleur. Ces organes se

présentent sous diverses formes qui sont : 1° les os dermiques (écailles des Poissons), 2° les écailles cornées, 3° les plumes, 4° les poils. Le revêtement protecteur de certains animaux peut être formé de deux de ces organes réunis, ainsi certaines écailles des Crocodiles comprennent à la fois une lame cornée et un os dermique, ou bien il peut comporter la présence de deux de ces formations séparées, par exemple des poils et des os dermiques chez les Tatous.

a) *Os dermiques.* — Les os dermiques forment la plus grande partie et très souvent la totalité de ce que l'on appelle les écailles des Poissons. Ces écailles paraissent dériver d'organes primitifs comprenant à la fois une portion d'origine épidermique et une autre d'origine dermique et dont les écailles placoides des Sélaciens, bien étudiées dans leur développement par O. HERTWIG, donnent une bonne idée.

Au point où va se produire une de ces écailles, la couche génératrice de

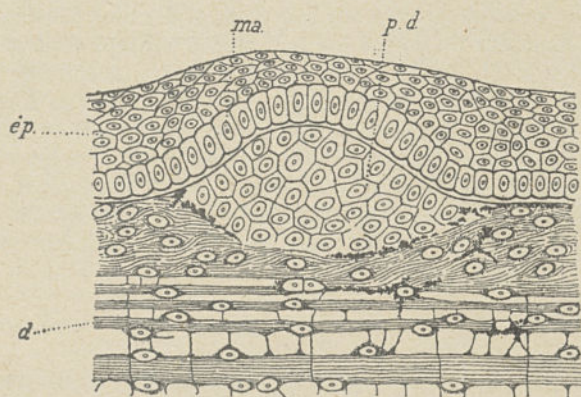


FIG. 85. — Première ébauche d'une dent cutanée (écaillle placode), d'un embryon de Sélacien, d'après O. HERTWIG.

d., derme formé de plans de fibres croisées à angle droit; — *ép.*, épiderme; — *ma.*, membrane adamantine; — *p. d.*, papille dentaire.

l'épiderme devient plus haute et plus régulière, formant un strate très net de cellules cylindriques, l'*épithélium adamantin*. Cet épithélium repose sur une papille du derme de forme variable, à la surface de laquelle il sécrète une mince couche d'émail qui la revêt. Plus tard la papille s'accroît, son tissu s'ossifie, et il forme avec la couche d'émail qui le recouvre un petit denticule saillant qui traverse les couches épidermiques sus-jacentes et vient faire saillie à l'extérieur. La partie saillante de la papille a formé un tissu osseux particulier, l'*ivoire*, dans lequel la substance osseuse, très compacte, est simplement traversée de fins canalicules parallèles entre eux ou radiés contenant chacun un prolongement de la cellule située à sa base et qui a sécrété la substance osseuse. La base de la papille s'ossifie aussi en formant un tissu moins dense, renfermant des corpuscules osseux, et qui constitue une sorte de socle plus ou moins large pour le denticule adamantin-ébourné.

Cette forme d'organe protecteur paraît être la source de deux sortes d'organes adaptés à des fonctions différentes : les dents qui ne sont autre chose que des écailles placoides plus volumineuses, disposées autour de l'orifice

buccal ou dans la cavité buccale elle-même, les écailles vraies qui, le plus souvent, perdent le denticule initial pour ne garder que leur partie basale ou

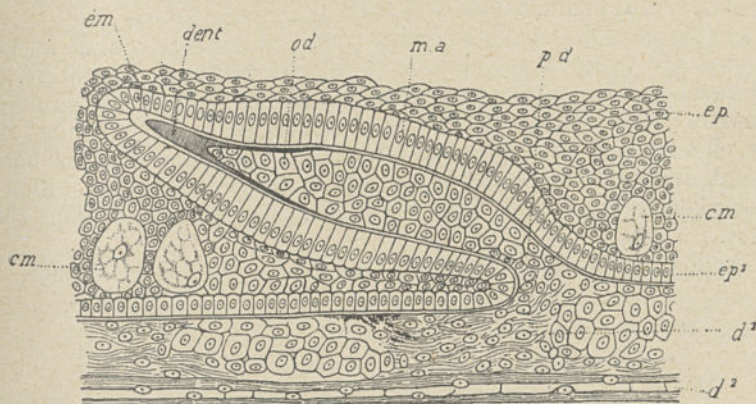


FIG. 86. — Coupe longitudinale d'une dent cutanée de Sélacien, à un stade plus avancé, d'après O. HERTWIG. .

c. m., cellule à mucus de l'épiderme; — d¹, couche superficielle du derme, surtout formée de cellules; — d², couche profonde du derme formée de faisceaux conjonctifs entrecroisés; — dent., dentine ou ivoire; — ém., émail; — ép., épiderme; — ép¹, couche profonde de l'épiderme, — m. a., membrane adamantine; — od., odontoblaste; — p. d., papille dentaire.

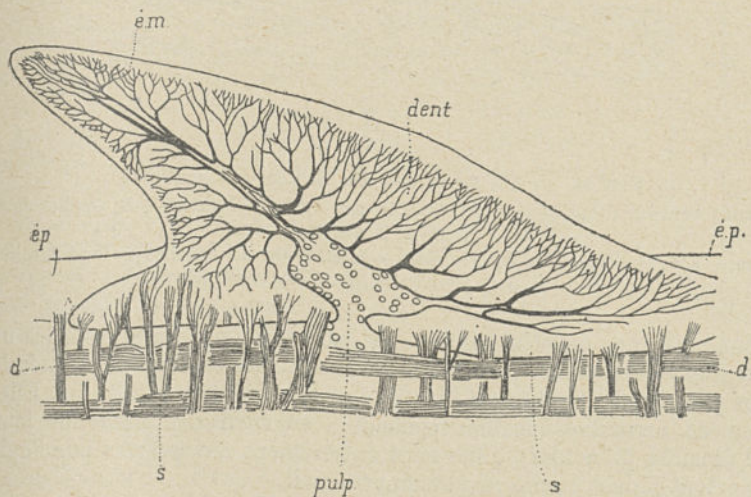


FIG. 87. — Coupe sagittale d'une écaille placôide achevée de *Scymnus lichia*, en place, d'après O. HERTWIG.

d., derme de la peau; — dent., dentine; — ém., émail; — ép., épiderme; — pulp., pulpe dentaire; — s., socle de la dent.

sole. On distingue plusieurs sortes d'écailles : 1° les écailles placoides, 2° les écailles ganoides, 3° les écailles souples.

Les écailles placoides se rencontrent encore aujourd'hui dans la peau des

Plagiostomes où elles forment un revêtement diffus de petites écailles pointues rendant la peau rugueuse au point qu'elle peut servir de râpe (Squales), ou bien un revêtement limité à certains points ou à certaines lignes et constitué par des écailles plus volumineuses de formes très variées (Raies).

Les écailles ganoïdes sont des écailles dures et épaisses comme les précédentes, bien que très souvent elles ne soient pas revêtues d'émail véritable et que la couche brillante de leur superficie soit formée simplement par une lame plus dense de l'ivoire sous-jacent (ganoïne). Ces écailles sont, en général rhomboïdales, elles forment un revêtement continu en s'articulant par leurs bords et constituent ainsi une cuirasse solide qui entoure totalement le corps. Elles sont disposées régulièrement et forment un nombre fixe de rangées dans chaque métamère.

Les écailles souples sont beaucoup plus minces que les précédentes. Elles

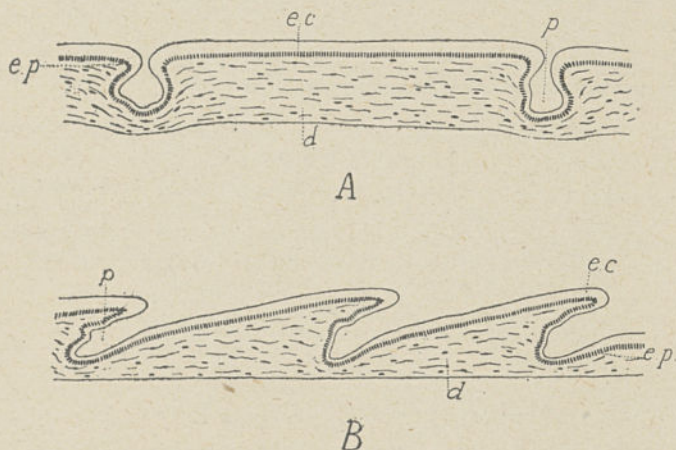


FIG. 88. — Écailles cornées des Reptiles (schématique).

A, écaille ventrale d'un très jeune Crocodile, peu après l'éclosion. — B, écailles dorsales de la racine de la queue (Lézard).

d., derme; — e. c., épiderme (couches cornées). — e. p., épiderme (couches profondes, cellulaires); — p., pli de la peau entre les écailles consécutives.

prennent naissance dans des espèces de sacs dermiques imbriqués les uns sur les autres et se dépassant par leur bord caudal. Ces écailles sont généralement formées par simple ossification directe d'une lame de tissu fibreux. Elles sont entièrement arrondies (écailles cycloïdes) ou bien dentelées sur leur bord caudal (écailles cténoïdes). Elles sont entièrement recouvertes par l'épiderme et ne portent jamais aucun revêtement d'émail.

Des os dermiques se rencontrent ailleurs que chez les Poissons. Dans les anciens Amphibiens (Stégocéphales), ils formaient une cuirasse de plaques émailées analogues aux écailles placoides, qui ont entièrement disparu chez leurs successeurs, ou ne se rencontrent que sous la forme d'ossifications dermiques très discrètes, dépourvues d'émail (certains Apodes).

Chez les Reptiles, des os dermiques existent dans un grand nombre de types (voy. III^e partie) et forment soit des plaques ou des écrous revêtus à leur surface par l'épiderme plus ou moins épais et transformé en une écaille cornée

qui recouvre exactement la plaque dermique (écailles ostéo-cornées des Crocodiles), soit des plaques douées d'un arrangement différent de celui des écailles superficielles dérivées de l'épiderme (carapace des Tortues) et qui se superposent à elles sans suivre exactement leur contour.

Enfin on trouve chez certains Mammifères (Édentés) des os dermiques formant des plaques plus ou moins étendues entre lesquelles la peau reste souple et porte des poils. Ces plaques sont recouvertes par l'épiderme qui forme des lames cornées à leur surface.

b) *Écailles cornées.* — Ces écailles, très répandues chez les Reptiles et sur le tarse des Oiseaux, sont constituées simplement par des élevures de la peau avec épaissement de sa couche cornée. Au niveau de chaque écaille le derme se soulève en une papille de la forme même de l'écaille, c'est-à-dire en une plaque dont tous les bords s'affrontent avec ceux des plaques voisines, ou dont un bord, plus ou moins saillant, surplombe l'écaille suivante qu'il recouvre. À la surface de l'écaille la couche cornée de l'épiderme devient très épaisse et dure, entre les écailles cette couche reste mince et souple.

c) *Plumes.* — Les plumes sont des productions tout à fait particulières caractéristiques des Oiseaux. Elles naissent sur des papilles du derme, d'abord très saillantes, qui s'invaginent ensuite dans l'épaisseur de la peau et forment un follicule; elles se présentent sous deux formes : 1^o de duvet, 2^o de plumes de contour ou pennes.

Le duvet est formé de plumes courtes portées sur une tige très brève, du sommet de laquelle s'échappent une série de barbules libres et séparées les unes des autres ou plus ou moins embrouillées en une touffe. Il est aussi représenté localement par des filaments allongés très fins ayant l'aspect d'un poil. Le duvet est répandu sur toute la peau mais d'une manière peu serrée.

Les plumes de contour ou pennes sont des formations plus compliquées; elles comprennent : 1^o une tige creuse et remplie d'air, la *hampe*, qui se prolonge par 2^o une tige pleine ou *rachis*, qui porte 3^o les barbes de la plume. Les barbes et le rachis forment l'étendard (vexillum). Au point de passage de la hampe au rachis existe un petit orifice l'ombilic supérieur, par lequel sort un appendice muni de barbes fines, l'*hyporachis*. Lorsqu'on arrache la plume sa hampe présente à son extrémité inférieure un orifice, l'ombilic inférieur. Les barbes sont des appendices latéraux formés de lames verticales, perpendiculaires au plan de la plume, et munies de barbules disposées comme les barbes en deux rangées pennées. Les barbules de la rangée distale sont munies de petits crochets latéraux qui s'engrènent avec les barbules lisses de la rangée proximale de la barbe suivante de façon à former un tout qui reste continu à l'état naturel. Lorsque, par suite de heurts ou de froissements, les barbes sont séparées et que la continuité de l'étendard

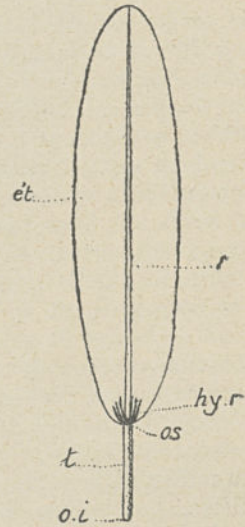


FIG. 89. — Contour d'une plume, d'après BOAS.

ét., étendard; — hy. r., hyporachis; — o. i., ombilic inférieur; — o. s., ombilic supérieur; — t., tige.

est détruite, l'oiseau la rétablit en lissant ses plumes avec son bec. La surface de la plume forme donc ainsi un tamis très fin dont les mailles, extrêmement déliées, peuvent laisser passer une certaine quantité de l'air sur lequel elles pressent.

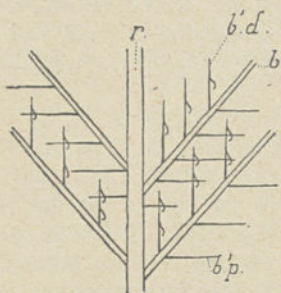


FIG. 90. — Constitution de la plume, imité de Boas.

b., barbes; — *b'd.*, barbules distales, munies de crochets; — *b'p.*, barbules proximales sans crochets; — *r.*, rachis.

de crêtes longitudinales, réunies entre elles en dehors par le prolongement très délicat de la tige, séparées les unes des autres en dedans par de minces interstices où s'engage le tissu dermique papillaire. Au fur et à mesure du développement la tige s'allonge, les crêtes longitudinales qui forment les barbes se séparent les unes des autres à partir de leur extrémité distale et s'étalent, restant unies au contraire sur le sommet de la tige qu'elles prolongent comme le ferait une couronne de pétales très déliés et souvent porteurs de petits rameaux secondaires. La papille dermique ne suivant point cet accroissement de la plume se retire au fond de la tige de cette dernière, en restant toujours revêtue de son épiderme dont la surface devient cornée. L'extrémité de la tige portant les barbes est par suite creuse et présente un orifice, l'ombilic supérieur, situé au milieu de la couronne formée par ces dernières. Les barbes du duvet sont plus ou moins longues, très fines et très souples et ressemblent souvent à un pinceau de poils.

La plume succède au duvet dans certains endroits déterminés. Au fond du follicule de duvet se forme une nouvelle papille qui se développe en traversant le follicule ancien et donne la plume. Pour DAVIES, la principale différence entre le duvet et la plume c'est que, tandis que dans le duvet le bord supérieur de la tige est formé de rayons disposés sur un cercle, dans la plume — par suite du développement prépondérant d'un de ses côtés — ce cercle forme une ellipse très allongée et l'ombilic supérieur est fermé dans toute l'étendue du

Certaines plumes de contour plus particulièrement disposées pour le vol deviennent très puissantes, ce sont les rémiges aux ailes, les rectrices à la queue. L'insertion de ces plumes est recouverte par des plumes de contour ordinaires que l'on appelle alors plumes de recouvrement.

Le développement des plumes fait comprendre leur structure. Les éléments du duvet naissent sur une papille saillante de la peau, qui devient cylindrique et longue, tandis que sa partie profonde s'enfonce peu à peu dans le tégument qui se réfléchit autour d'elle, lui formant une gaine. L'épiderme qui entoure la papille forme à la base du germe et par ses strates les plus périphériques une couche cornée transparente, la hampe ou la tige. Les couches plus internes de l'épiderme produisent, dans la partie distale du germe, une série

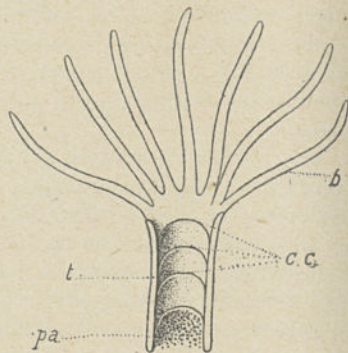


FIG. 91. — Moitié d'une plume de duvet, en coupe longitudinale (schématisque, d'après KEIBEL).

b., barbes du duvet; — *c. c.*, coiffes cornées successives, abandonnées par la papille dans son retrait; — *pa.*, papille; — *t.*, tige.

rachis par le fait de cet allongement. L'hyporachis représente les barbes du bord non développé. Le rachis est plein et formé par un tissu spongieux, la hampe est creuse, remplie d'air, et présente dans sa partie proximale une série de petites calottes cornées, emboîtées les unes dans les autres, qui indiquent les étapes du retrait de la papille dermique dans son intérieur. Le duvet a une structure radiaire, la plume est bilatérale. Comme la plume succède au duvet dans le même follicule, elle porte d'abord à son extrémité distale le duvet qui l'a précédé et qui disparaît peu à peu.

d) Poils. — Les poils sont, comme les plumes pour les Oiseaux, caractéristiques pour les Mammifères. Ils naissent sous la forme de bourgeons cylindriques de la partie profonde de l'épiderme qui s'enfoncent dans le derme. Ces bourgeons ne sont point perpendiculaires au derme, mais obliques, comme les poils qui leur succèdent. Ceux-ci consistent en une tige cylindrique de cellules épidermiques devenues cornées, qui se développe au-dessus d'une papille mésodermique riche en vaisseaux sanguins, enfoncée dans l'extrémité du bourgeon épithélial du poil qui la coiffe. Les cellules épithéliales placées au-dessus de la papille engendrent à la fois le poil et sa gaine interne. Le poil est généralement formé de trois couches : 1^o une couche centrale composée de grandes cellules polygonales irrégulières, semblables à celles d'un parenchyme végétal, c'est la moelle; 2^o une couche moyenne formée de longues cellules épithéliales fusiformes devenues cornées et solidement unies les unes aux autres, c'est l'écorce; 3^o une dernière couche externe, très mince, consistant en un seul rang de cellules plates imbriquées, c'est l'épidermide. La gaine interne du poil l'accompagne dans son trajet intradermique jusqu'au niveau de l'embouchure des glandes sébacées, placée près de l'orifice externe du poil. Elle est composée de trois couches de cellules qui tendent à se désagréger et à se détruire à mesure que l'on s'approche du collet du poil.

Le reste du bourgeon pileux, c'est-à-dire sa partie périphérique, constitue la gaine épithéliale externe du poil qui se continue avec l'épiderme de la peau, aux couches génératrices et malpighienne duquel elle correspond. En dehors de la gaine épithéliale externe, le follicule pileux est formé par une membrane

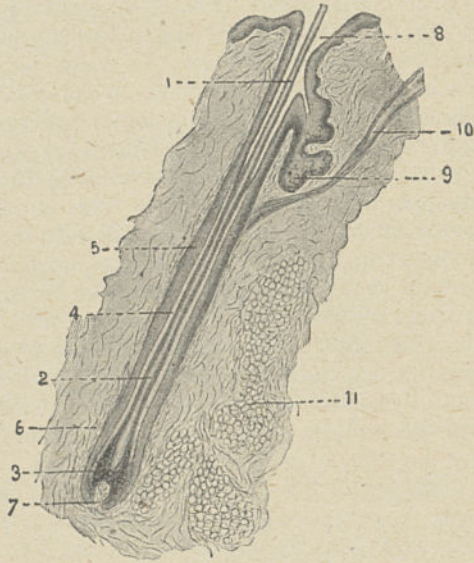


FIG. 92. — Coupe longitudinale de la racine d'un cheveu, des gaines de la racine et du follicule, pour montrer le rapport de ces parties avec le tégument externe (d'après Tournoux).

1, tige du poil; — 2, racine du poil; — 3, bulbe pileux; — 4, gaine interne de la racine; — 5, gaine externe; — 6, paroi folliculaire; — 7, papille; — 8, cavité du follicule; — 9, glande sébacée; — 10, muscle arrecteur; — 11, lobules adipeux.

basale renforcée de fibres connectives nattées en une enveloppe fibreuse plus ou moins forte.

Les poils sont inclinés comme il a été dit, de sorte que leur tige couchée sur la surface de la peau constitue à cette dernière un revêtement efficace. Dans l'angle obtus que leur racine forme au sein du derme avec la surface de la peau se trouve placé un fascicule de fibres lisses qui s'insère, d'une part, à la partie superficielle du derme, d'autre part sur la gaine fibreuse du poil, assez loin au-dessous de son point d'émergence (arrecteur du poil). Lorsque ce muscle se contracte il redresse le poil en le faisant basculer autour de son orifice cutané comme point d'appui.

e) *Ongles*. — A côté des poils sont d'autres formations cornées, les ongles, les griffes et les sabots. Toutes ces productions se rapprochent très étroitement les unes des autres et sont engendrées par une kératinisation spéciale des couches superficielles de l'épiderme. Le corps papillaire du derme est toujours très développé au niveau du point où va se faire la substance cornée et forme de longues crêtes ou même des lames très saillantes revêtues de lamelles secondaires qui pénètrent profondément au sein de l'épithélium. De la substance onychogène apparaît dans les couches superficielles du corps de Malpighi et imprègne d'une matière cornée dure et résistante les cellules qui en sortent incessamment par prolifération, de telle sorte qu'il se forme en dessus du corps muqueux une grande épaisseur de couches cornées qui sont intimement unies avec lui et ne peuvent en être séparées sans déchirures. La substance cornée produite est divisible en deux parties qui se continuent l'une dans l'autre. L'une plus résistante, d'aspect poli et lisse, se forme dans la partie proximale du territoire qui engendre l'ongle, elle naît sur toute la surface de ce dernier et sur toute l'étendue où on l'observe elle-même; mais elle semble prendre origine dans un repli de la peau qui entoure toujours son extrémité proximale et que l'on appelle la rainure unguéale, c'est la *lame unguéale* proprement dite. L'autre partie, qui naît plus distalement et présente une structure moins compacte et un aspect grenu, constitue la *sole* qui, du côté distal, se continue insensiblement dans l'épiderme ordinaire. La lame unguéale et la sole sont très diversement disposées dans les différents types, nous renvoyons pour cette étude à la description des ongles, des griffes et des sabots qui sera faite à propos du squelette des extrémités.

A côté des ongles existent d'autres productions cornées assez analogues, telles que les cornes creuses des Ruminants, les cornes pleines des Rhinocéros, etc.

Pour la bibliographie, voyez à la fin du chapitre

B. Organes sensoriels.

Le tégument est la source d'un grand nombre d'organes sensoriels; seuls les yeux des Vertébrés n'en dérivent point directement. Parmi les organes sensoriels qui en naissent, certains s'enveloppent de capsules cartilagineuses qu'ils isolent plus ou moins complètement et se rattachent au crâne (oreille interne, organes olfactifs), mais d'autres restent placés dans son épaisseur. On n'étudiera ici que ces derniers parce qu'ils font partie intégrante du tégument. Ils peuvent

être divisés en plusieurs catégories : les uns sont des boutons épithéliaux particuliers placés dans l'épaisseur de l'épiderme (organes de la ligne latérale, bourgeons du goût). Les autres sont des terminaisons nerveuses affectées au service de la sensibilité générale, de la sensibilité à la température et du tact; elles comprennent diverses sortes d'appareils tant intra-épidermiques qu'intra-dermiques.

a) *Organes de la ligne latérale.* — Les organes de la ligne latérale consistent en de petits boutons épithéliaux situés au sein de l'épiderme qui les entoure directement et formés de deux sortes de cellules : 1° des cellules en forme d'ovoïde ou de dé à coudre, n'occupant que la moitié superficielle de l'épiderme et munies à leur surface libre d'un cil court et épais, ce sont les *cellules sensorielles* proprement dites, autour desquelles les nerfs correspondants se terminent par des arborisations très fines de cylindraxes nus; 2° des cellules

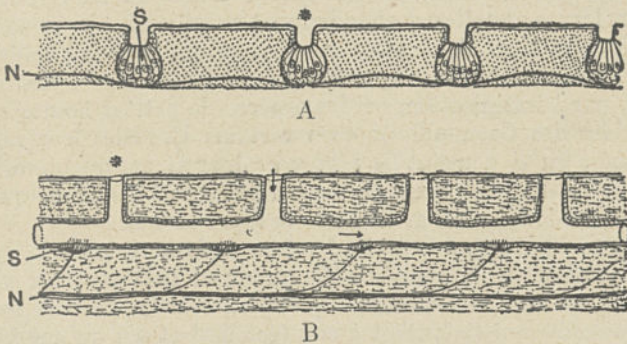


FIG. 93. — Coupes de la peau passant par les organes de la ligne latérale (schématique d'après BASH. DEAN).

A, chez un Téléostéen. — B, chez un Squalé. — N, nerf de la ligne latérale; — S, bouton sensoriel; — Les astérisques indiquent les orifices cutanés. — Les flèches indiquent la direction des stimulus.

dites cylindriques, mais modelant leur forme sur celle des intervalles existant entre les cellules sensorielles et qu'elles sont destinées à remplir, ce sont des *cellules d'isolement* ou de *soutien*.

Ces boutons sont disposés en rangées régulières suivant le trajet des nerfs de la ligne latérale. Ils sont donc répandus : 1° sur la tête où ils dessinent plusieurs lignes courant sur les côtés en dessus et en dessous des yeux, et sur la mandibule, lignes réunies par une anastomose, au moins, avec celle du côté opposé; 2° sur les flancs où ils suivent la ligne moyenne le long de laquelle ils forment une ou deux rangées, depuis la tête jusqu'auprès de l'extrémité de la queue.

Chez les Dipneustes, les Urodèles pérennibranches et les larves aquatiques des autres Amphibiens, les organes de la ligne latérale gardent la disposition que nous venons d'indiquer, c'est-à-dire la forme de boutons intra-épidermiques placés à la surface même du corps. Mais chez les Poissons ils perdent cette situation superficielle et s'enfoncent dans des tubes isolés et indépendants les uns des autres ou dans des sillons qui peuvent même se fermer en

canaux, ne conservant que quelques orifices qui les font communiquer çà et là avec le monde extérieur. Au sein de ces canaux les boutons épithéliaux sont disposés de manières très différentes suivant les cas, et peuvent former par leur réunion autour d'un point central dont ils sont séparés par des lames de tissu gélatineux qui les isolent les uns des autres, des appareils assez compliqués (ampoules des Sélaciens). Chez les Téléostomes les tubes dans lesquels ils sont enfermés sont revêtus d'écailles offrant souvent une forme particulière et munies de trous qui établissent leur communication avec l'extérieur.

Les boutons de la ligne latérale sont innervés par des filets nerveux qui aboutissent tous au même point de l'encéphale, le lobe de la ligne latérale; mais ces nerfs ne sont point partout isolés et peuvent s'accoler sur une partie de leur trajet à d'autres (facial, glosso-pharyngien, vague), ce qui a pendant longtemps fort compliqué l'étude de ces appareils. On sait maintenant qu'il s'agit d'un système sensoriel particulier, les organes de la ligne latérale, qui n'existent que chez les Ichthyopsidés et chez ceux d'entre eux qui ont une vie terrestre (Amphibiens) seulement pendant le temps où ils vivent dans l'eau. Lorsque leurs larves aquatiques abandonnent ce milieu les bourgeons subissent une sorte de régression. Ils s'enfoncent plus ou moins sous l'épiderme qui les recouvre et les sépare du monde extérieur; ou bien ils se transforment dans certains cas, par kératinisation, en des espèces de petites boules cornées (formations perlées des Grenouilles); chez certains Urodèles leur régression est moins avancée, aussi peuvent-ils reprendre leur structure première et fonctionner comme avant, lorsque ces animaux réintègrent le milieu aquatique pour une période assez longue, au moment de la reproduction.

Comme le nerf qui les innerve, les boutons de la ligne latérale ne présentent aucun rapport direct avec la métamérie du corps. Lorsque chez certains Poissons ils paraissent disposés métamériquement, cette apparence est due purement aux appareils qui s'ajoutent à eux (écailles) et n'a qu'une valeur secondaire. Le nerf latéral, voisin du nerf auditif, appartient vraisemblablement à la même catégorie que lui et paraît destiné à recueillir des excitations de nature générale qui déterminent des réactions également générales de l'organisme dont le mécanisme nerveux est renfermé dans le bulbe (voy. Syst. nerv., p. 321). Il s'agit sans doute d'excitations vibratoires ou de pressions produites par les grands mouvements du fluide ambiant comme les vagues. Cet appareil ne se trouve jamais chez les Amniotes même spécialisés pour la vie aquatique.

b) Bourgeons du goût. — Les bourgeons du goût sont des organes sensoriels épithéliaux intra-épidermiques, qui rappellent beaucoup la forme des bourgeons de la ligne latérale, mais qui s'en distinguent par deux traits essentiels : 1^o parce que leurs nerfs, qui aboutissent tous aussi dans le bulbe à une même colonne cellulaire, font partie du système viscéral ou splanchnique et se rattachent au facial, au glosso-pharyngien et au vague; 2^o parce que leurs cellules sensorielles au lieu d'être ovoïdes et limitées à la moitié externe de l'épithélium, comme celles des boutons de la ligne latérale, sont hautes, cylindriques et traversent toute l'épaisseur de l'épithélium. De plus les bourgeons du goût restent toujours à la surface du tégument et ne s'enfoncent jamais dans des tubes ou dans des canaux comme font les précédents. Ces bourgeons sont répandus dans divers points de la cavité buccale, chez tous les Vertébrés, mais ils peuvent aussi exister dans certains points très éloignés d'elle. Dans la plupart des Ichthyopsidés ils se rencontrent en différents points de la cavité buccale, sur

les lèvres, sur les barbillons lorsqu'ils existent, mais chez les Téléostomes ils ont une répartition beaucoup plus étendue et se trouvent sur toute la surface du corps, jusque sur les nageoires et sur la queue. Dans ce cas c'est une branche du facial (le prétendu nerf latéral accessoire) qui est chargée d'innervier ceux du tronc et de la queue qui ne présentent d'ailleurs pas plus une métamérie originelle que les organes de la ligne latérale.

A partir des Dipneustes et des Amphibiens les bourgeons du goût se cantonnent exclusivement dans la bouche, le palais et la cavité nasale.

Chez les Reptiles, ils sont peu nombreux. Ils manquent à la langue des Oiseaux, bien que celle-ci soit douée d'un tact très délicat pour distinguer ce qui est mangeable de ce qui ne l'est pas, mais ils existent dans la bouche et le palais de ces animaux.

Chez les Mammifères ils se rencontrent de préférence sur la langue, dans les papilles fongiformes, sur les bords du sillon des papilles caliciformes et des sillons des papilles foliées lorsqu'elles existent (Lapin), mais ils se rencontrent sporadiquement aussi dans la muqueuse palatine, le voile du palais et le larynx.

c) *Terminaisons nerveuses.* — Les terminaisons nerveuses affectées à la sensibilité générale, au tact ou à la perception de la température sont de divers ordres : il y a des terminaisons intra-épidermiques, d'autres intradermiques.

Les premières se rencontrent sous une forme simple ou avec des différenciations. Dans le premier cas on a affaire simplement à une arborisation cylindraxile nue, très délicate, qui se ramifie entre les cellules épithéliales, lesquelles ne subissent à ce niveau aucune modification spéciale. Ces arborisations se rencontrent chez la plupart des Vertébrés. Dans le second cas l'arborisation porte de place en place de petits épaississements aplatis, les disques tactiles, et la cellule épithéliale placée au-dessus de chaque disque devient ronde et granuleuse (cellule tactile). Cette forme se rencontre dans certains points de l'épiderme doués d'une grande sensibilité : peau de la pulpe des doigts (Homme), groin du Porc, museau de la Taupe, etc.

Les terminaisons intradermiques n'atteignent jamais l'épiderme, elles se divisent en trois catégories : 1^o les unes sont formées de cellules tactiles placées dans l'épaisseur du derme, sous la forme de petits amas libres, non limités par une membrane, et auxquelles aboutissent les nerfs, ce sont les *taches tactiles*, que l'on trouve chez les Amphibiens dans toute l'étendue de la peau et chez les Reptiles, principalement vers les lèvres, le museau, les joues, au bord des écailles; 2^o les autres constituent les *corpuscules tactiles*, dans lesquels des cellules tactiles et les nerfs qui les abordent sont rassemblés sous une enveloppe commune avec des arrangements très divers. Tels sont les corpuscules du tact de l'Homme (corpuscules de Meissner), les corpuscules de Grandry du bec et de la langue des Oiseaux; 3^o d'autres enfin constituent les *corpuscules lamelleux* dans lesquels une terminaison nerveuse nue en forme d'une baguette cylindraxile épaisse, terminée par des prolongements fins, longs ou courts, est placée dans une cavité cylindrique tapissée de cellules et limitée par un nombre plus ou moins considérable de lamelles concentriques. Tels sont les corpuscules de Pacini des Mammifères, ceux de Herbst de la langue des Oiseaux.

Ces derniers corpuscules font absolument défaut chez les Ichthyopsidés. On les a rencontrés chez les Lézards dans les lèvres, autour des dents et dans toute la peau. Chez les Oiseaux ils se rencontrent en grande abondance dans le

bec et dans la langue, au voisinage des plumes des contours, dans les articulations entre les muscles, dans la conjonctive. Ils sont aussi très fréquents chez les Mammifères où on les trouve dans la peau, les fascias, les tendons, le périoste et divers organes profonds, mésentère, etc. Ce sont des organes de la sensibilité profonde et lorsqu'ils existent concurremment avec d'autres, par exemple dans la peau de l'Homme, ils sont toujours placés plus profondément, c'est-à-dire dans le pannicule adipeux.

Pour la bibliographie, voyez à la fin du chapitre.

C. Glandes.

Les glandes de la peau ne se rencontrent avec quelque généralisation que chez les Amphibiens et les Mammifères. Partout ailleurs elles n'existent qu'à l'état d'organes isolés rattachés à quelque fonction spéciale et qui n'a aucune valeur générale pour le groupe. Chez les Poissons il faut signaler à ce titre, d'abord les puissantes glandes à mucus des Myxinoïdes qui forment de chaque côté des flancs une rangée de grosses alvéoles disposées métamériquement et très visibles sans préparation, puis, chez des espèces appartenant à des groupes très divers, des glandes cutanées annexées à des piquants de nageoires et qui secrètent souvent un liquide vénéneux.

Chez les Reptiles les glandes n'existent pour ainsi dire pas chez les Sauriens et les Chéloniens; les prétendues glandes crurales des Lézards ne sont que des invaginations épidermiques comblées par une substance cornée. Chez les Crocodiles, il existe de petites glandes cutanées dorsales et des glandes du muse, mal connues.

Chez les Oiseaux, les glandes manquent sur toute la surface de la peau et il existe seulement sur le croupion une glande volumineuse, la glande uropygienne destinée à fournir pour les plumes une matière grasse que l'animal y dépose avec son bec. Cette glande, plus développée chez les Oiseaux aquatiques, manque chez les Ratités.

Chez les Amphibiens la peau est au contraire pourvue de glandes nombreuses réparties sur toute sa surface, bien que plus serrées et plus volumineuses dans certains points. Ces glandes, en forme d'utricule, sont rattachées immédiatement à la face profonde de l'épiderme, sans l'intermédiaire d'un canal excréteur différencié. Elles sont de deux sortes : les unes à contenu clair secrètent du mucus, les autres granuleuses et sombres produisent un liquide irritant, véritable venin défensif. Toutes deux possèdent deux couches de cellules bien différentes : une couche externe très mince de cellules myo-épithéliales contractiles, une couche interne épaisse de cellules sécrétantes. Elles se rapprochent par cette structure, sinon par leur forme, des glandes sudoripares des Mammifères. Ces glandes débouchent au dehors par un canal court, creusé au sein de l'épiderme et dont l'orifice à la surface de ce dernier est régulièrement découpé comme à l'emporte-pièce entre les cellules de la couche cornée.

Chez les Mammifères la peau est toujours richement pourvue de glandes qui appartiennent à trois groupes principaux : 1^o les glandes sudoripares, 2^o les glandes sébacées, 3^o les glandes mammaires.

Les glandes sudoripares sont des glandes en tube enroulées en glomérule à

leur extrémité profonde située dans l'épaisseur du derme, assez loin de la surface. Constituées par deux couches de cellules dont l'externe est myo-épithéliale dans le glomérule, ces glandes paraissent dériver des glandes cutanées des Amphibiens, elles sont très répandues et ne manquent que chez certains animaux (Chien, etc.).

Les glandes sébacées sont des glandes alvéolaires généralement annexées à un poil et produites par le germe épithélial de ce dernier. Elles forment autour du collet du poil, c'est-à-dire un peu au-dessous de l'épiderme, un anneau discontinu. Leur structure est massive, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de lumière centrale, les cellules empilées les unes sur les autres se chargent graduellement de gouttelettes grasses à partir de la périphérie, puis au centre de la glande, après avoir subi entièrement la dégénérescence grasseuse elles se dissolvent en imprégnant de graisse le poil. Certaines glandes sébacées très volumineuses, qui ne sont point appendues à un poil et paraissent formées directement par une invagination épidermique, dérivent cependant sans doute d'un germe pilosébacé primitif dans lequel le poil s'est complètement atrophié. Les glandes sébacées sont des acquisitions propres des Mammifères.

D. Glandes mammaires.

Les glandes mammaires sont des organes appartenant exclusivement aux Mammifères. Génétiquement, elles se relient aux glandes sudoripares, car elles possèdent, comme celles-ci, une couche externe de cellules myo-épithéliales. Ces glandes ne sont point comme les précédentes disséminées et invisibles du dehors, mais groupées en amas volumineux au niveau desquels quelques particularités dans la disposition de la peau attirent toujours l'attention. La disposition la plus simple se rencontre chez les Monotrèmes qui, on le sait, pondent des œufs.

Chez l'Échidné, par exemple, il existe de chaque côté de la ligne médiane sur l'abdomen en avant du cloaque une surface cutanée ovale, glabre, le *champ glandulaire*, sous lequel se trouve la glande mammaire. Celle-ci consiste en un amas aplati de tubes sécréteurs qui débouchent au dehors, à la surface du champ glandulaire, par plusieurs petits orifices voisins. Il n'y a, à la surface du champ glandulaire, aucune élévation en forme de mamelon ou de tétine, mais cette surface est lisse; seuls quelques poils grossiers existent auprès des orifices glandulaires. Périodiquement, à l'époque de la reproduction, le champ glandulaire se déprime en une *poche mammaire* entourée d'un petit bourrelet de peau (*Cutiswall*). Le jeune n'est point placé dans la poche mammaire mais dans un repli spécial de la peau, la *bourse* ou marsupium qui se développe au moment de la reproduction, autour et principalement en arrière des deux poches mammaires qui se trouvent ainsi placées dans sa moitié antérieure. Cette bourse ouverte en avant est munie d'un sphincter spécial.

L'œuf pondu est placé dans la bourse, couvé et il éclot. Le jeune recueille le lait exprimé par les contractions des muscles lisses annexés à la glande et qui coule dans sa bouche en suivant les poils dont il a été parlé; le jeune paraît incapable d'exercer une succion. Chez l'Ornithorhynque qui abandonne ses œufs dans son terrier la poche marsupiale n'existe pas.

Chez les Marsupiaux la bourse marsupiale, lorsqu'elle existe, est une formation permanente, bien que nécessairement plus développée au moment de la

reproduction. Les glandes mammaires sont en nombre variable, chacune d'elles est originellement pourvue d'une poche mammaire dont le fond se soulève en formant une papille proéminente sur laquelle débouchent les canaux glandulaires. Cette papille est un véritable mamelon mais elle n'acquiert tout son développement que lors de la succion exercée par les jeunes. En dehors de cette période elle reste à demi invaginée dans la poche mammaire en partie persistante.

Un mamelon semblable, mais bien développé même en dehors de la lactation et dont les parois latérales sont formées par la poche mammaire tout entière, pour ainsi dire renversée en dehors et dont il ne reste plus de traces en tant que poche, s'observe chez de nombreux Mammifères, et montre dans son

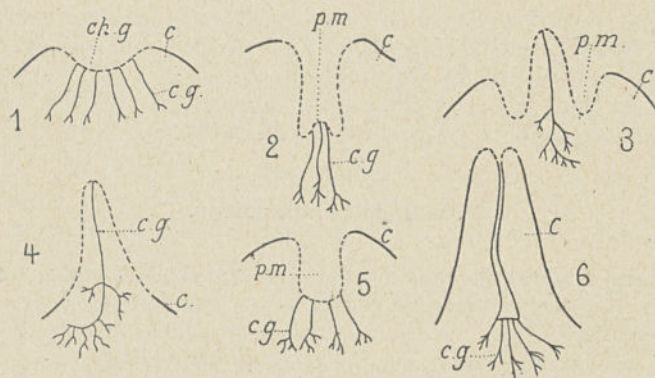


FIG. 94. — Schémas pour la phylogénèse des mamelons, d'après MAX WEBER.

1, état primitif (champ glandulaire) (*Echidna*); — 2, formation d'une poche mammaire (*Halma-turus*), en dehors de la période de lactation; — 3, formation du mamelon (*Didelphys*), avant la lactation; — 4, même espèce, le mamelon pendant la lactation (Cette figure pourrait servir pour l'Homme, à la condition de mettre plusieurs canaux galactophores); — 5, la poche mammaire chez l'embryon de Vache; — 6, le pis chez la Vache adulte; — c., bourrelet cutané (Cutiswall); — c. g., canaux galactophores; — ch. g., champ glandulaire; — p. m., poche mammaire.

évolution des phases analogues à celles qui viennent d'être décrites, parmi les différents types.

Mais il existe aussi, à côté du mamelon du type précédent, pourvu de canaux galactophores débouchant isolément autour de son extrémité, un autre type dans lequel ces canaux sont réunis dans un conduit collecteur unique, sorte de canal central qui parcourt toute la hauteur de la tétine. Ce type de mamelon commun chez les Ongulés est représenté par exemple chez la Vache, où il constitue le pis. On verra plus loin ses rapports avec le mamelon vrai.

Les mamelles sont en nombre très variable, et leur distribution paraît à première vue assez difficile à systématiser. Elle obéit cependant à une loi simple que les recherches embryologiques ont mise en lumière.

En effet, les mamelles sont toujours placées sur une ligne s'étendant du creux de l'aisselle au pli de l'aîne, ou s'éloignent très peu de cette ligne. Celle-ci correspond à l'anastomose de deux vaisseaux importants, l'artère mammaire interne et l'artère épigastrique, qui, s'unissant largement dans leur continuité, forment avec leurs veines un cordon vasculaire sous-jacent aux mamelles.

La direction de ce cordon vasculaire coïncide avec celle d'une crête ectodermique d'où sont sorties ces glandes. L'ébauche de celles-ci est en effet constituée, chez un grand nombre de Mammifères, par une crête épithéliale enfoncée dans le mésoderme et formée par un épaississement de l'ectoderme s'étendant d'une manière continue entre le membre antérieur et le membre postérieur. C'est la *ligne mammaire* ou *lactée*. Sur cette ligne, dans les points où doivent exister plus tard des mamelles, les cellules épithéliales de la crête se multiplient et forment un bourgeon épais qui s'enfonce dans le mésenchyme sous-jacent. Ce bourgeon produit bientôt par toute sa surface interne une série de cordons épithéliaux pleins qui pénètrent dans le mésoderme et s'y ramifient à la manière de grappes peu serrées, ce sont les bourgeons glandulaires, tandis que la surface sur laquelle ils ont pris naissance constitue le *champ glandulaire*. Le champ glandulaire se déprime bientôt et forme une sorte d'invagination peu profonde mais large, la poche mammaire dans laquelle l'ectoderme, épaissi, présente des strates cornées superficiels qui desquamant et remplissent plus ou moins la cavité de la poche. Plus tard l'invagination de la poche mammaire s'efface et est remplacée par une légère élevation au-dessus de la surface générale du tégument, mais cette élevation est très peu marquée.

Partant de ces dispositions on arrive aisément aux deux types du mamelon et du pis. Chez les Mammifères doués d'un mamelon vrai, la surface du champ glandulaire s'élève peu à peu à partir de son centre en formant un prolongement conique au sommet duquel les canaux galactophores débouchent isolément.

Ce type, réalisé chez l'Homme, répète dans son développement les stades phylogénétiques indiqués plus haut et représentés par la poche mammaire des Monotrèmes, le mamelon à peine saillant et temporaire de certains Marsupiaux, enfin le mamelon permanent.

Pour le pis on avait pensé tout d'abord que le bourrelet dermique qui limite la poche mammaire s'accroissait en formant autour de la surface sur laquelle débouchent les conduits galactophores une sorte de muraille circulaire circonscrivant au sein de la tétine un canal central comparable à un puits au fond duquel arrivait le lait. Mais les choses ne sont pas aussi simples, et le développement, tout en restant au fond à peu près semblable à cette description, est un peu différent suivant les espèces. La poche mammaire loin de former toujours tout le canal central subit des réductions diverses : dans le Cochon, par exemple, elle donne encore un court segment du conduit où débouchent les canaux galactophores, tandis que chez le Bœuf elle n'est plus représentée que sur le sommet du pis dont le canal est formé par un cordon épithélial distinct qui s'enfonce dans la profondeur.

La situation et l'étendue de la ligne mammaire expliquent la distribution des mamelles qui par réduction de l'une ou l'autre de ses extrémités se forment tantôt vers l'aisselle, tantôt vers l'aîne seulement, ou peuvent être fusionnées ensemble ou encore légèrement déplacées par suite de glissements.

BIBLIOGRAPHIE

- H. KLAATSCH. *Ueber die Beziehungen zwischen Mammasche und Marsupium*. Morphol. Jahrb., Bd VII, 1892. — O. SCHULTZE. *Ueber die erste Anlage des Milchdrüsenapparates*. Anat. Anz. III, Bd VII, 1892. — H. KLAATSCH. *Studien zur Geschichte des Mammarorgane*. Theil I. Die Taschen und Beutelbildungen, etc. Jena (Semon's, Zoolog. Forschungsreisen), 1895. — R. BONNET. *Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie*. Ergbn. d. Anat. u. Entwickl., Bd VII, 1897. —

O. PROFÉ. *Beitr. z. Ontogenie und Phylogenie des Mammarorgane*. Anat. Hefte, Bd XI, 1898. — L. BRESSLAU. *Weitere Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie des Mammarapparates der Säugetiere*. Anat. Anz., Bd XXI, 1902. — LE MÊME. *Die Entwicklung des Mammarapparates der Monotremen*, etc. Semon Zool. Forschungsreisen in Australien. Bd IV, Lief. 5; et Denkschr. d. Med. nat. Ges. Iena, Bd VII, 1907. — H. EGGELING. *Ueber die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen*, etc. Semon Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd IV, Lief. 5; et Denkschr. d. Med. nat. Ges. Iena, Bd VII, 1907.

III. — PHYLOGÉNIE DES ANNEXES TÉGUMENTAIRES.

La principale question qui se pose à ce sujet est celle de la nature des poils et des plumes et des rapports phylogénétiques qu'ils ont entre eux. Pendant longtemps on a considéré les poils et les plumes comme homologues et dérivés tous deux des écailles des Reptiles, mais MAURER dans un travail très étendu remit tout en cause et accentua les divergences entre poils et plumes déjà reconnues par certains auteurs. Pour lui les plumes dérivent des écailles des Reptiles, les poils au contraire n'ont rien de commun avec elles et viennent des organes sensoriels de la peau des Amphibiens, que l'on a déjà vu plus haut s'enfoncer dans le derme et se transformer en organes perlés chez les Anoures (organes sensoriels de la ligne latérale). Il y a, pour MAURER, une différence radicale entre les écailles et les plumes qui sont des *organes tégumentaires (integumental Organe)* comportant une large participation du chorion, et les poils ou les organes sensoriels de la peau qui sont simplement *épidermoïdaux*. D'ailleurs la peau riche en glandes des Amphibiens se rapproche beaucoup plus de celle des Mammifères également bien pourvue d'organes sécréteurs, tandis qu'elle s'éloigne de celle des Sauropsidés dépourvue de glandes. La structure de la peau des Mammifères permet de les rattacher étroitement aux Amphibiens et peut être donnée comme une des preuves de liens génétiques étroits entre ces deux groupes, liens déjà admis à cause d'autres détails d'organisation. MAURER s'est efforcé de montrer que l'on pouvait expliquer la distribution des poils par celle des organes de la ligne latérale, il suffit pour cela d'admettre la possibilité de la multiplication de ces derniers, et il n'y a rien à objecter contre elle.

Les idées de MAURER ont rencontré une assez vive opposition. KEIBEL fait remarquer qu'au point de vue phylogénique la constitution des membranes et des annexes de l'œuf rattache les Mammifères aux Sauropsidés et les éloigne des Amphibiens. D'autre part, il est impossible de faire dériver un poil d'un des organes du tégument des Anamniotes, tandis que ses rapports avec la plume sont beaucoup plus étroits. On peut par exemple homologuer les gaines internes du poil à la gaine de la plume (la tige), qui est une prolifération épidermique de la jeune plume, et la plume elle-même est comme le poil une production du corps de MALPIGHI; elle traverse la gaine de la plume comme le poil traverse ses gaines internes. Comme l'anatomie et l'embryologie comparées conduisent à tirer les Mammifères et les Oiseaux de Reptiles primitifs, on peut penser que poils et plumes sont en relations phylogénétiques avec les écailles reptiliennes dont ils sont deux dérivés divergents.

Chez les premiers Mammifères le revêtement consistait sans doute en écailles mélangées de poils rares dispersés entre elles. Les travaux de divers auteurs (MAX WEBER, EMERY, DE MEIJERE) sont tout à fait en faveur de cette idée, et DE MEIJERE a montré que la distribution des poils supposait l'existence

antérieure d'un revêtement écailleux. En effet, les poils ne sont pas arbitrairement disposés sur la surface du corps, mais sont au contraire rangés comme s'ils dérivait de téguments où se trouvaient à la fois des poils et des écailles. Là où celles-ci existent ils sont placés derrière elles; si les écailles disparaissent ils conservent leur ordonnance et forment de petites séries alternantes, comme le bord postérieur des écailles qu'ils suivaient. Dans les cas où cette ordonnance paraît altérée l'étude des jeunes ou des embryons permet souvent de la reconnaître.

On peut observer pour les poils les situations suivantes : 1° il y a un poil isolé derrière une écaille ou derrière la place qu'elle occupait; 2° les poils sont groupés par trois derrière chaque écaille, en une raie transversale à l'axe sagittal du corps et comprenant un poil médian plus gros et deux latéraux plus petits; 3° le groupe des poils situés derrière une écaille peut être réduit ou augmenté. Dans ces trois cas chaque poil sort par un orifice propre, dans

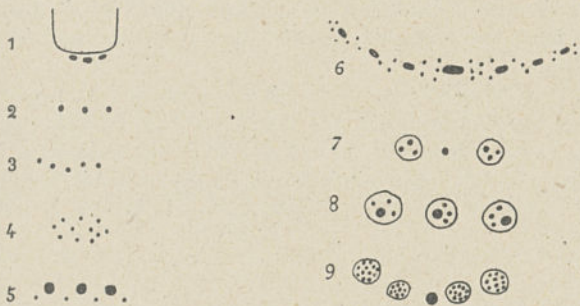


FIG. 95. — Mode de groupement des poils chez divers Mammifères, d'après DE MEIJERE.

1, groupe de trois poils derrière une écaille de la queue (*Myopotame*); — 2, groupe de trois poils (peau du dos de *Midas rosalia*); — 3, groupe composé d'un poil médian avec deux latéraux de chaque côté (dos de *Cercopithecus cephus*); — 4, peau de la poitrine (*Ericulus nigrescens*); — 5, *Celogenys paca*; — 6, *Loncheres cristata*; — 7, groupe composé d'un poil médian et d'un faisceau vrai de chaque côté (*Auchenia paco*); — 8, *Canis familiaris*; — 9, *Ornithorhynchus*.

d'autres cas il se forme des faisceaux de poils qui sont dits faisceaux vrais ou faux. Les faux faisceaux sont formés par la fusion des parties superficielles seulement de plusieurs follicules pileux voisins qui se réunissent au niveau de leur col. Les vrais faisceaux sont formés de poils naissant sur des follicules accolés. Par exemple les trois poils d'un groupe, ou les latéraux seulement, voient naître sur leur follicule des follicules secondaires qui donnent des poils accessoires généralement plus grêles que celui de la souche. Le follicule du poil souche englobe les follicules accessoires près de l'embouchure de sa glande tubulaire et forme un col commun plus long que dans les faux faisceaux.

Ces rapports avec les écailles montrent nettement la dérivation des poils d'un revêtement tégumentaire assez voisin de celui des Reptiles. Pour SCHWALBE le poil suppose une écaille mais il n'est point entièrement homologue à celle-ci et naît seulement de son territoire. Les données récentes de PINKUS se rapprochent de ces vues.

PINKUS a décrit chez divers Mammifères et chez l'Homme des formations particulières situées à côté des poils. On trouve d'abord du côté de l'extrémité

du poil, c'est-à-dire dans l'angle aigu qu'il fait avec la surface, un territoire circonscrit, arrondi, d'un millimètre ou plus de diamètre, qui se distingue par un épithélium particulier plus épais, par la présence d'une papille cutanée et de riches terminaisons nerveuses, c'est le *disque pileux* (*Haarscheibe*). A l'opposé de ce dernier dans l'angle obtus que forme le poil avec la surface, existe un autre champ cutané limité et lisse, le *rudiment écaillé*, *Schuppenrudiment*. Ces deux territoires constituent avec les annexes du poil, c'est-à-dire ses glandes sébacées, ses nerfs, ses muscles et ses vaisseaux, un territoire bien défini, le *territoire pileux*, *Haarbezirk* de PINKUS, qui d'après cet auteur serait l'équivalent morphologique de l'écaille des Reptiles, car dans les deux cas les terminaisons nerveuses siègent seulement dans la partie caudale de l'appareil. La papille de l'écaille des Reptiles correspond à la portion lisse du territoire pileux. L'écaille de la peau des Mammifères n'est donc pas l'homologue de celle des Reptiles mais correspond seulement à une partie de celle-ci. Le poil ne répond à aucune partie de l'écaille des Reptiles dans laquelle il n'est pas encore présent. De même la présence d'ébauches de plumes annexées à des écailles, par exemple sur le tarse des Oiseaux, montre que la plume ne répond qu'à une partie des écailles.

En somme, la phylogénie des poils et des plumes est encore obscure, elle soulève des questions complexes qui n'ont pu être suffisamment indiquées dans ce résumé, et pour lesquelles il est renvoyé aux mémoires indiqués à la bibliographie, mais la tendance générale est de les considérer comme des parties de l'écaille ou de son territoire, différenciées et élevées à une haute organisation propre.

BIBLIOGRAPHIE

- O. HERTWIG. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Placoidschuppen*, etc. *Jenaische Zeitschr.*, Bd VIII, N. F. — LE MÊME. *Ueber das Hautskelett der Fische*. *Morphol. Jahrb.*, Bd II, 1876, Bd V, 1879, Bd VII, 1881. — J. E. V. BOAS. *Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen*, etc. *Morphol. Jahrb.*, Bd XI, 1884 (et Bd XXI, 1894). — H. R. DAVIES. *Zur Entwicklung der Feder*, etc. *Morphol. Jahrb.*, Bd XV, 1889. — F. MAURER. *Haut-Sinnesorgane, Feder und Haaranlagen*, etc. *Morphol. Jahrb.*, Bd XVIII, XX, XXVI, 1892, 1893, 1898. — C. EMERY. *Ueber das Verhältnis der Säugetierhaare*, etc. *Anat. Anz.*, Bd VIII, 1893. — J. C. H. DE MEIJERE. *Ueber die Haare der Säugetiere*, etc. *Morphol. Jahrb.*, Bd XXI, 1894. — F. KEIBEL. *Zur Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder*. *Anat.*, Heft II, Abth., 1895. — E. GÖPPERT. *Zur Phylogenie der Wirbeltierkrallen*. *Morphol. Jahrb.*, Bd XXV, 1896. — A. BRANDT. *Zur Phylogenie der Säugetierhaare*. *Biol. Centralb.*, XX, Bd 1900. — W. KRAUSE. *Die Entwick. d. Haut*. in *Hand. vergl. u. exper. Entw. Lehre*. O. Hertwig's, Bd II, Th. I, 1902. — R. BURCKHARDT. *Die Entwick. d. Verknöcherungen des Integuments u. der Mundhöhle der Wirbeltiere*, id., id. — F. PINKUS. *Ueber einen bisher unbekannten Nebenapparat*, etc. *Dermatol. Zeitschr.*, Bd IX, Bd X, 1902, 1903. — J. NUSSBAUM. *Materialien zur vergleichenden Histologie*, etc. *Anat. Anz.*, Bd XXX, 1907. — A. P. ALLIS. *The Anat. and Development of the Lateral Line System in Amia Calva*. *Journ. of Morphol.*, Vol. II, 1889. — F. GUITEL. *Rech. sur la ligne latérale du Lophius piscatorius*. *Arch. de Zool. expériment. et générale*, 2^e sér., Vol. IX, 1891. — G. H. PARKER. *The Funktion of the lateral Line Organs in Fishes*. *Bull. Bureau of Fisheries for 1904*, Vol. XXIV, Febr. 1905.

CHAPITRE II

SQUELETTE

On entend par squelette l'ensemble des parties dures, minéralisées, qui forment dans l'organisme des Vertébrés un appareil complexe servant à la fois de soutien, de levier pour les mouvements et de moyen de protection pour les parties délicates.

Indéformable par la putréfaction qui n'en fait disparaître que la trame organique, peu développée, le squelette se conserve longtemps après que les parties molles ont disparu. Il doit à cette propriété d'être un objet d'étude relativement facile que l'on peut toujours avoir sous la main, et en même temps de se prêter facilement à la fossilisation. Aussi forme-t-il à peu près la seule partie que l'on connaisse des Vertébrés éteints, les empreintes totales ou partielles d'individus saisis immédiatement après leur mort et moulés dans leur linéol sédimentaire constituant des raretés paléontologiques. Mais l'importance du squelette est si grande qu'il suffit à lui seul pour donner une connaissance approfondie des êtres auxquels il appartient. En outre, la plupart de ses pièces montrent dans chaque grand groupe des particularités de structure si caractéristiques qu'elles permettent de déterminer sûrement l'origine d'une d'entre elles, fût-elle isolée. Les convergences qui entraînent tant de ressemblances apparentes entre les parties analogues d'espèces appartenant à des groupes très différents ne sont jamais assez puissantes pour effacer totalement dans le squelette la structure originelle typique qui permet de rapporter un os à son véritable possesseur. A cause de cela l'étude du squelette constitue une des parties principales de l'anatomie comparée des Vertébrés.

Les parties dures qui forment le squelette paraissent avoir pris naissance d'abord dans le tégument. Ce sont des plaques de tissu osseux formées isolément dans le derme au-dessous d'un denticule cutané et dont les écailles placoides des Sélaciens donnent une bonne idée (voy. p. 150). Les plaques dermiques, nées d'écailles placoides ayant perdu leur denticule tandis que leur socle s'élargissait, forment le squelette externe, *exosquelette* ou squelette dermique, le seul appareil osseux qui existe chez les Poissons paléozoïques où le reste de la charpente de soutien est purement cartilagineux ou fibreux. L'exosquelette joue aussi un grand rôle chez les premiers Amphibiens et les premiers Reptiles; il fournit encore des pièces importantes au squelette définitif de beaucoup

de Vertébrés, ce sont les os de revêtement (*ossa investentia*). Les os de revêtement consistent en des plaques osseuses qui viennent s'appliquer contre un cartilage préexistant dont les sépare d'habitude une lame de tissu conjonctif, puis, le plus souvent, le cartilage qu'elles recouvrent, suppléé par elles dans sa fonction, disparaît.

Le pouvoir de former de l'os s'étend ensuite aux parties profondes et l'os se produit au niveau des cartilages où il donne les os dits de *remplacement* (*ossa substituentia*). La formation de ces derniers comprend deux processus distincts qui se passent, le premier dans la lame fibreuse qui enveloppe les pièces cartilagineuses ou *périchondre*, c'est l'*ossification périchondrale*, le second au sein du cartilage lui-même qui disparaît au devant de lui (*ossification enchondrale*).

L'ossification enchondrale est le dernier terme de l'ossification, elle s'observe surtout chez les Vertébrés supérieurs; les Ichthyopsidés n'offrent guère que de l'ossification périchondrale, mais chez tous les Vertébrés la part de cette dernière dans l'édification du squelette définitif est toujours la plus grande. L'ossification périchondrale rappelle de très près la formation des os de revêtement à la surface des pièces cartilagineuses; aussi certains auteurs ont-ils admis que tout os était d'origine dermique, les os périchondraux formés autour des cartilages profonds étant arrivés à cette place par une sorte de migration. Les éléments histologiques capables de sécréter l'os, ostéoblastes ou *scéroblastes* (KLAATSCH) feraient partie initialement des formations tégumentaires — pour KLAATSCH ils viendraient même de l'ectoderme — et formeraient sur place les plaques osseuses dans le tégument, ou bien émigreraient isolément ou en masse dans la profondeur pour former l'os périchondral. L'os enchondral ne serait autre chose que l'os périchondral émigré dans le cartilage, et toutes les formations squelettiques seraient d'origine tégumentaire comme elles le sont chez les Invertébrés (GEGENBAUR).

Quelque intéressant que soit ce dernier rapprochement, on ne peut admettre que les os de remplacement résultent de la migration d'ostéoblastes d'origine dermique. Outre que cette migration est impossible dans nombre de cas, on ne s'expliquerait pas non plus où pourrait résider l'excitation fonctionnelle qui amènerait ces éléments périphériques dans la profondeur, tandis que l'excitation capable de provoquer la transformation du périchondre en os a son explication toute naturelle dans les actions mécaniques que subit la pièce cartilagineuse, comme dans la peau, lors de la formation des os dermiques, cette excitation prenait sa source dans les denticules cutanés sollicités par les actions extérieures.

Il est probable que le pouvoir de former de l'os est répandu d'une manière générale dans tout le tissu conjonctif et que ce dernier engendre du tissu osseux partout où les conditions de sa formation sont réalisées. Ainsi s'explique l'existence de certaines pièces osseuses aberrantes, ne faisant pas partie du squelette général et que l'on trouve à l'état isolé et comme sporadique dans certaines espèces (os du diaphragme, du cœur, du pénis, de la sclérotique, etc., etc.).

Ossification. — Le tissu conjonctif peut se transformer directement en os par minéralisation de sa substance fondamentale. On le retrouve, en effet, tel que, après décalcification, avec ses fibres et ses cellules aplaties (os ou écailles de certains Poissons). Ou bien ses cellules se multiplient, deviennent plus volumineuses, et forment des éléments particuliers polyédriques, volumineux, les

ostéoblastes, qui sécrètent l'os sous forme de lamelles de substance osseuse emboîtées les unes dans les autres, entre lesquelles certains ostéoblastes restent emprisonnés puis se transforment en cellules osseuses. La substance fondamentale du tissu conjonctif préexistant a complètement disparu si elle était déjà formée au moment de l'apparition de l'os, ou bien les fibres connectives qui en faisaient partie, calcifiées, forment des faisceaux (fibres de Sharpey) entremêlés de diverses manières aux lamelles osseuses. Lorsque l'ossification s'effectue par ce procédé qui est très répandu et s'observe notamment dans toutes les ossifications périchondrales, les vaisseaux sanguins jouent un rôle important et paraissent former le centre autour duquel s'édifie chaque système distinct de lamelles osseuses concentriques (systèmes de Havers).

Dans l'ossification enchondrale des capillaires sanguins venus du péri-chondre font disparaître au-devant d'eux le cartilage dont les cellules s'atrophient vraisemblablement, tandis que la substance fondamentale interposée aux cellules, et qui a subi une calcification préalable, persiste sous la forme de minces travées découpées et ajourées par les vaisseaux, et sur lesquelles s'appuient les lamelles osseuses formées par les ostéoblastes venus avec ces derniers.

Un os de revêtement peut se souder et se confondre, sans que l'on puisse retrouver ses limites, avec un os de remplacement, comme cela arrive pour le paraspinoïde, os de revêtement développé dans la muqueuse de la voûte buccale chez les Ichthyopsidés et qui se fusionne peu à peu chez les Reptiles avec les os sus-jacents de la base du crâne, jusqu'à disparaître en eux.

Ces préliminaires permettent de donner une définition plus large du squelette; ce dernier est, en effet, constitué par tout l'appareil de soutien et de protection du corps sous quelle forme qu'il se présente, conjonctive (membraneuse) cartilagineuse ou osseuse. Il comprend donc, avec la substance de soutien axiale qui, en s'appuyant sur la corde protège le névraxe, le derme et les lames fibreuses qui le relient au squelette axial (myoseptes et septa sagittaux), aussi bien que la charpente fibreuse ou osseuse des appendices ou des membres.

Toutes les parties de cet appareil sont susceptibles de développer de l'os, et en fait toutes en donnent chez certaines espèces, comme le montrent l'existence du squelette dermique, celle des côtes et des arêtes des Téléostéens qui se forment dans les myoseptes, celle du sternum et de l'épipubis des Amphibiens qui dérivent sans doute du septum ventral.

Le squelette ainsi défini se présente chez les Vertébrés sous trois formes : membraneuse, cartilagineuse ou osseuse suivant qu'il est formé exclusivement de tissu conjonctif, ou qu'il renferme du cartilage mais pas d'os, ou bien au contraire que l'os y prédomine. Le squelette membraneux pur ne se rencontre que chez l'Amphioxus, qui ne peut pas être considéré comme un Vertébré (voy. p. 592), ou chez les embryons. Déjà chez les Cyclostomes il existe du cartilage dans le crâne, dans la colonne où il est très discret sauf à la queue, dans les arcs branchiaux (Lamproie), dans les rayons des nageoires impaires. Le squelette des Elasmobranches est tout entier cartilagineux, sauf dans sa partie dermique, et à partir des autres Poissons on peut observer un squelette osseux.

Le cartilage et l'os sont donc les éléments fondamentaux du squelette des Vertébrés.

Le cartilage se montre pour la première fois chez les Vertébrés avec un grand

développement, il n'existe chez certains Invertébrés qu'à l'état de traces. Quant à l'os, c'est un tissu absolument caractéristique des Vertébrés.

Le cartilage est précédé par un tissu compact, le *précartilage*. C'est un mésenchyme dense, dans lequel les cellules sont fusionnées en un syncytium où les noyaux sont très rapprochés les uns des autres. A sa périphérie le précartilage se continue directement et sans aucune interruption dans le mésenchyme plus lâche qui l'entoure et qui est, lui aussi, à l'état syncytial. Il y a donc continuité parfaite entre toutes ces parties qui ne forment qu'un tout.

Le précartilage fournit non seulement le cartilage proprement dit mais les ligaments ou les pièces intermédiaires qui unissent les pièces squelettiques entre elles. Dans une région où va se former du squelette il occupe toute la place de ce dernier; dans un membre par exemple il forme une masse continue allant sans interruption de la ceinture à l'extrémité des phalanges et présentant grossièrement la configuration du squelette futur. Plus tard, au sein du précartilage apparaissent çà et là des îlots de cartilage distincts, séparés les uns des autres par des bandes de précartilage non transformé, qui fourniront ultérieurement les ligaments ou les ménisques articulaires ou encore qui disparaîtront au niveau des fentes articulaires.

Le cartilage dérive du précartilage simplement par l'apparition d'une substance fondamentale qui isole ses cellules et les écarte plus ou moins les unes des autres. Dans cette transformation sa substance fondamentale se continue directement avec celle du mésenchyme ambiant, aussi les limites entre ces deux tissus sont-elles souvent incertaines, et toujours les fibres du tissu conjonctif qui succède au mésenchyme se continuent-elles plus ou moins profondément dans la substance fondamentale du cartilage, établissant entre les deux tissus une liaison d'une solidité à toute épreuve et qui est utilisée pour l'insertion des muscles sur les os.

Le cartilage s'accroît par intussusception; ses cellules se multiplient et forment autour d'elles de la substance fondamentale qui s'accroît peu à peu, augmentant le volume total du cartilage dans tous les sens ou dans une direction prépondérante, suivant qu'elles se multiplient en formant des files longitudinales (groupes isogéniques axiaux) ou des groupes isogéniques sphéroïdaux. Cet accroissement interne permet aux pièces cartilagineuses de se prêter à de nombreuses adaptations nouvelles, de s'allonger sous l'influence des tractions d'un muscle ou de tout autre sollicitation. Cette propriété du cartilage donne une très grande plasticité au squelette des Vertébrés, comparativement à celui des Annelés et des Articulés, qui, formé d'une cuticule non susceptible de cette variation interne et s'accroissant seulement par juxtaposition, donne une plus grande rigidité à l'organisme (GEGENBAUR).

Le cartilage peut être calcifié, c'est-à-dire que sa substance fondamentale s'imprègne de sels calcaires, tandis que ses cellules gardent leur forme ronde ou ovale mais ne se multiplient plus. La calcification est donc une simple minéralisation de la substance fondamentale sans transformation du tissu, et le cartilage calcifié ne doit aucunement être confondu avec l'os avec lequel il n'a de commun que la dureté. La calcification du cartilage s'observe fréquemment chez les Mammifères où elle est un effet de l'âge, mais elle se rencontre normalement chez les Sélaginiens où elle joue un rôle important. Elle se présente alors sous trois formes : superficielle, juxta-superficielle et profonde.

La calcification superficielle se produit seulement à la surface du carti-

lage; elle donne lieu à la formation de petites plaques polygonales distinctes, de moins d'un millimètre de diamètre, et ne se touchant que par certains de leurs côtés de manière à laisser entre elles de petits intervalles où le cartilage n'est pas transformé. Les pièces cartilagineuses ainsi revêtues d'une croûte calcifiée peuvent continuer à s'accroître dans toutes leurs dimensions. Le processus de cet accroissement est facile à suivre. De la face profonde de chaque plaque calcifiée partent des séries de cellules cartilagineuses disposées en rayons qui s'élargissent à mesure qu'ils arrivent dans la profondeur. En effet, vers la plaque calcaire chaque rayon est formé d'une seule file de cellules, mais plus loin celles-ci se dédoublent, et cette segmentation continuant le rayon est formé à la fin de petites familles de cellules cartilagineuses groupées en amas sphéroïdaux qui accroissent nécessairement le cartilage dans tous les sens. De nouvelles plaques calcifiées se forment dans les intervalles de celles qui existaient déjà et s'intercalant à elles deviennent le point de départ de nouveaux rayons de cellules cartilagineuses qui se comportent comme les précédents. L'accroissement du cartilage est ainsi réglé par rapport à celui des plaques superficielles et la formation squelettique continue son accroissement régulier sans changer ses conditions de résistance et en gardant toujours le revêtement calcifié continu qui assure sa solidité.

La calcification juxta-superficielle se produit dans certains cartilages, par exemple sous la tête articulaire des pièces basales des membres, sous la forme de nodules discontinus, siégeant dans l'épaisseur de la tête au-dessous d'une couche de cartilage resté intact et qui sert de surface articulaire. L'interposition de cartilage normal entre les nodules calcifiés permet l'accroissement continu, qui est de règle, et la production des nodules calcifiés est un phénomène de consolidation qui rappelle un peu la formation des épiphyses (LUBOSCH).

La calcification profonde se produit dans l'épaisseur même du cartilage (corps des vertèbres), sous la forme d'une infiltration continue de la substance fondamentale par les sels de chaux. Les parties calcifiées ne peuvent plus être le siège d'un accroissement interne mais elles peuvent s'accroître par juxtaposition de nouvelles couches calcifiées à leurs extrémités, sur leurs faces ou sur leurs bords. Dans les vertèbres les pièces calcifiées ont la forme de sablier et s'accroissent par leurs bords libres circulaires, au niveau de l'articulation intervertébrale. Puis, pour répondre aux nécessités de résistance qui augmentent toujours d'autres lames calcifiées s'ajoutent au sablier primitif soit sous la forme d'anneaux concentriques au corps vertébral (cyclospondylie), soit sous la forme de croix (tectospondylie) ou d'étoiles (astéropondylie).

L'os est un tissu bien différent du cartilage et qui ne s'accroît plus par la voie interne, mais par juxtaposition à la manière des cuticules (GEGENBAUR), mais les inconvénients de cette propriété sont compensés par le fait qu'il est indéfiniment transformable par les vaisseaux et la moelle osseuse qui peuvent le découper en fragments utilisés à nouveau dans d'autres dispositions ou même le faire disparaître entièrement. De plus la plasticité des pièces osseuses est encore facilitée par le fait que certaines gardent pendant fort longtemps du cartilage susceptible de se prêter aux accroissements internes les plus variés. Les cartilages de conjugaison des Mammifères et les épiphyses, ou d'une manière plus générale les extrémités des os longs qui gardent pendant longtemps une forte proportion de cartilage répondent à ces points plus particulièrement plastiques. En un mot, le cartilage est dans le squelette l'instrument de l'acquisition rapide de la forme et de son accroissement rapide aussi. C'est à cette

propriété capitale qu'il doit d'avoir été conservé dans l'ontogenèse d'animaux qui ont ensuite un squelette totalement osseux.

Rapports des pièces squelettiques entre elles. — Si l'on se rappelle la dernière définition du squelette, on voit que les pièces qui le composent sont toujours reliées entre elles puisqu'elles se développent dans une matrice continue, le squelette membraneux; mais, par la persistance à l'état membraneux de parties étendues de ce dernier, il se peut que le squelette définitif de certains appendices n'ait aucun rapport direct avec le reste du squelette dur. Ainsi les nageoires dorsales des Poissons, la ceinture pelvienne de beaucoup d'entre eux et les membres qu'elle porte, sont absolument isolés du reste de la charpente osseuse. De même les rayons osseux intérieurs qui soutiennent la nageoire impaire des Téléostéens s'enfoncent dans le septum médian sans contracter aucune relation avec les apophyses épineuses des vertèbres dont ils sont plus ou moins éloignés. Dans d'autres cas les pièces osseuses sont voisines les unes des autres et reliées de diverses manières par des articulations. Celles-ci sont de deux sortes : les articulations immobiles ou *synarthroses* et les articulations mobiles ou *diarthroses*. Dans les premières les pièces squelettiques sont rattachées l'une à l'autre simplement par du tissu fibreux ou fibro-cartilagineux; elles sont alors immobiles l'une sur l'autre ou susceptibles seulement de légers mouvements de flexion substituant la souplesse à la rigidité qu'aurait eue le squelette s'il avait été continu; c'est le cas des rayons cartilagineux ou osseux des nageoires. Dans le second cas les pièces squelettiques sont séparées l'une de l'autre par une fente articulaire qui permet des mouvements plus ou moins étendus et qui est limitée en dehors par un manchon fibreux (capsule articulaire) renforcé de ligaments. Dans ce cas les extrémités des pièces squelettiques qui se touchent à travers la fente articulaire prennent une forme adaptée aux mouvements qu'elles subissent, et s'il s'agit d'un os, ces extrémités articulaires restent toujours revêtues d'une couche de cartilage à laquelle l'ossification ne s'étend jamais, à aucun âge de la vie.

D'après les parties du corps dans lesquelles il prend naissance, on peut diviser le squelette en quatre sections : 1^o le squelette axial qui comprend la colonne vertébrale, les côtes et le sternum, puis le crâne; 2^o le squelette viscéral ou des arcs branchiaux; 3^o le squelette zonal représenté par les ceintures de l'épaule et du bassin; 4^o le squelette des membres.

Ces différentes divisions ne sont d'ailleurs point complètement isolées les unes des autres; ainsi la face qui est reliée au crâne dérive du squelette viscéral, le sternum dérivé du squelette axial se combine souvent avec la ceinture pectorale, les nageoires impaires considérées parfois comme indépendantes du squelette axial s'unissent avec lui dans la nageoire caudale des Poissons. Mais malgré ces relations réciproques qui amènent leur fusion en certains points, les différentes sections admises dans le squelette ne sont point arbitraires, elles reposent sur un fondement morphologique solide comme la suite le montrera.

BIBLIOGRAPHIE

H. KLAATSCH. *Ueber die Herkunft der Skleroblasten*. Morph. Jahrb., Bd XXI, 1894. — C. RAU. *Ueber die Herkunft des Skelets*. Verhandl. der Anat. Gesellschaft, 1894. — HARRISON. *Ectodermal or mesodermal origin of the bones of Teleost*. Anat. Anz., 1895. — ROESE. *Ueber die verschiedenen*

Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbelthieren. Anat. Anz., 1897. — C. GEGENBAUR. *Vergleich. Anat. d. Wirbelt.* T. I, 1898. — P. STÉPHAN. *Rech. hist. sur la structure du tissu osseux des Poissons.* Thèse sciences, Paris, 1900. — A. L. SEITZ. *Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau*, etc. Nova Acta Acad. Leop. Carol., T. 73, n° 2, 15, M. 1907. — L. ROY, MOODIE. *Reptilian Epiphyses.* American Journal of Anat., Vol. 7, n° 4, 1908. — W. LUBOSCH. *Anpassungserscheinungen bei der Verkalkung der Selachierknorpels.* Anat. Anz., Bd XXXV, 1910.

I. — SQUELETTE AXIAL.

L'étude du squelette axial comprend quatre parties : 1° la constitution initiale et les caractères généraux des vertèbres ; 2° la colonne vertébrale ; 3° le crâne ; 4° la signification morphologique du crâne (théorie vertébrale).

§ 1^{er}. — Constitution initiale et caractères généraux des vertèbres.

Le squelette axial est constitué initialement par la chorde dorsale et par les parois fibreuses du canal rachidien et du canal hémal qui s'appuient sur elle. Il est purement membraneux et ne présente aucune segmentation qui lui soit propre. La segmentation du corps s'exprime à sa surface seulement par l'insertion des myoseptes qui s'y attachent.

Le squelette axial membraneux ne s'observe à l'état pur que chez *Amphioxus*. A partir des Cyclostomes il se développe dans l'épaisseur des parois du canal rachidien des pièces cartilagineuses, première indication des futurs arcs vertébraux squelettiques, mais les corps vertébraux n'apparaissent pas encore, la chorde dorsale bien développée en occupe la place et en remplit les fonctions. Il n'y a pas à proprement parler de colonne vertébrale mais une colonne chordale, et bien que celle-ci ne comprenne point de segments squelettiques distincts, on peut cependant, pour la comparaison avec les autres vertèbres, imaginer ces segments et les appeler des *vertèbres acentriques*. Des vertèbres acentriques se rencontrent aussi chez les Chondrostéens et chez d'autres Poissons.

Les vertèbres ne sont point des organes primitifs toujours présents, fût-ce sous une forme très simple, chez tous les Vertébrés ; ce sont des organes secondaires formés de parties distinctes qui sont restées longtemps séparées avant de s'unir entre elles pour réaliser l'unité si nette qu'est la vertèbre des animaux supérieurs. Elles tirent leur origine de deux sources distinctes : 1° la chorde ; 2° les arcs cartilagineux qui s'appuient sur elle. La chorde ne prend que rarement une part directe à la formation des corps vertébraux (Sélaciens). Chez tous les autres Vertébrés elle sert simplement de guide et de point d'appui aux arcs qui s'étendent à sa surface avant de la remplacer graduellement.

Les arcs cartilagineux de la vertèbre sont développés dans les parois du canal rachidien (arcs supérieurs ou dorsaux) ou dans celles du canal hémal (arcs inférieurs ou ventraux). Ils sont représentés par diverses pièces qui ont reçu des noms différents des divers auteurs ; on peut les désigner d'après la nomenclature très commode de GADOW, sous le nom générique de pièces arcuales ou plus brièvement d'*arcualia*. Typiquement il existe pour chaque métamère quatre paires d'arcualia, deux paires dorsales et deux ventrales. D'après les

rapports plus ou moins étendus que chacune d'elles présente avec la corde on peut les distinguer ainsi :

1^o Une paire de *basidorsalia*, placés du côté dorsal de la corde sur laquelle ils reposent assez largement;

2^o Une paire d'*interdorsalia*, placés aussi du côté dorsal, mais moins largement en rapport avec la corde et alternant avec les *basidorsalia*;

3^o Une paire de *basiventralia*, formant du côté ventral la contre-partie des *basidorsalia* et portant typiquement deux sortes d'appendices, les uns latéraux (côtes), les autres ventraux (apophyses hémiales);

4^o Une paire d'*interventralia* placés entre les *basiventralia*.

Les rapports entre les pièces diamétralement opposées ne restent pas toujours tels qu'il vient d'être dit; lorsque l'un ou l'autre des *arcualia* disparaît il se produit entre ceux qui persistent des glissements qui changent leur posi-

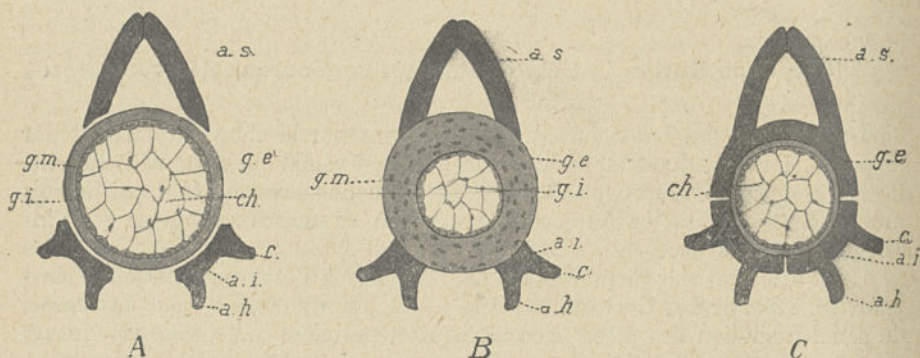


FIG. 96. — Constitution de la vertèbre (schématique).

A, pas de corps vertébral (vertèbre acentrique), Chondrostéens. — B, corps formé par la corde (vertèbre chordacentrique), Sélaciens. — C, corps formé par les arcs (vertèbre arco-centrique), Téléostéens, Amniotes.

a. i., arc inférieur; — a. s., arc supérieur; — a. h., apophyse hémiale; — c., côte; — ch., tissu de la corde; — g. e., gaine externe de la corde; — g. i., sa gaine interne; — g. m., sa gaine moyenne.

tion. C'est ainsi que les *basidorsalia* des Amniotes sont opposés aux *interventralia*.

Les arcs cartilagineux peuvent être compliqués par la présence de pièces dorsales ou ventrales, simples ou multiples, qui forment la neurépine et l'hémépine et qui ont reçu le nom de *dorsospinalia* ou *ventrispinalia*.

Les *arcualia* forment toujours les arcs des vertèbres et leurs appendices (côtes et apophyses); ils peuvent aussi dans nombre de cas, mais pas toujours, donner le corps des vertèbres. On peut en effet avec GADOW, distinguer deux sortes de corps vertébraux, les *chorda-centriques* et les *arco-centriques*.

Les premiers, que l'on observe chez les seuls Plagiostomes, se forment par une simple différenciation de la gaine moyenne de la corde qui devient cartilagineuse, épaisse, et se segmente en tronçons consécutifs répondant aux corps vertébraux.

Les seconds (vertèbres arco-centriques), se rencontrent dans la majorité des Vertébrés (Holostéens, Téléostéens, Amphibiens, et Amniotes).

Dans ces vertèbres les gaines de la corde, d'ailleurs moins développées

que dans le type précédent et ne renfermant jamais de cellules, ne prennent aucune part à la formation des centres qui dérivent uniquement des arcualia. Ceux-ci se prolongent sur la chorde qu'ils enveloppent plus ou moins complètement. Cet investissement se fait d'abord en surface, puis en profondeur, de sorte que l'on trouve, en partant d'espèces fossiles, toutes les transitions entre

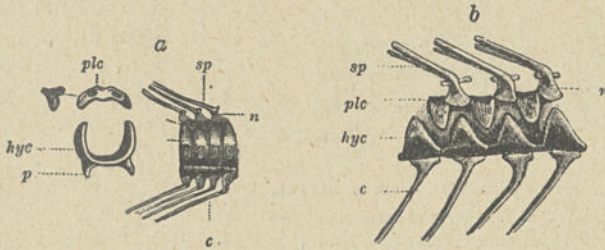


FIG. 97. — Vertèbres de *Ganoïdes* fossiles, d'après ZITTEL.

a, vertèbres thoraciques d'*Euthynotus*; — b, vertèbres thoraciques de *Caturus furcatus*; — c, côte; — hyc, hypocentre; — n., arcs supérieurs; — p., parapophyse; — plc, pleurocentre; — sp., apophyse épineuse fendue.

un enveloppement purement superficiel et incomplet de la chorde et son remplacement total par des pièces osseuses.

Les quatre paires d'arcualia ne se développent jamais toutes complètement dans un même métamère et ne participent pas non plus toutes de la même manière et dans les mêmes proportions à la formation des corps vertébraux dans les différentes classes. Les unes s'atrophient dans certains groupes tandis qu'elles deviennent prépondérantes dans d'autres, de sorte que l'évolution de la colonne

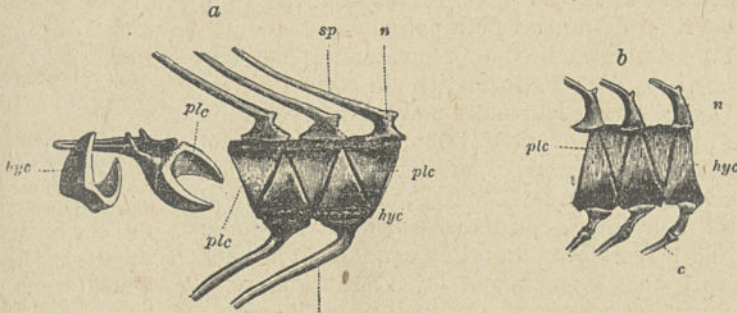


FIG. 98. — Vertèbres de *Ganoïdes* fossiles, d'après ZITTEL.

a., vertèbres thoraciques de *Callopterus Agassizii*; — b., vertèbres thoraciques d'*Eurycormus spectosus*.

Mêmes lettres que dans la figure précédente.

vertébrale ne s'effectue pas dans une seule direction et par un simple progrès continu, mais suivant des voies divergentes.

Les Ganoïdes fossiles montrent les premières étapes de ce développement. *Caturus furcatus* du jurassique supérieur présente de simples croissants osseux dorsaux et ventraux qui ne recouvrent qu'une partie de la chorde (fig. 97, B).

Dans les vertèbres thoraciques d'*Eurycormus speciosus* de la même époque les croissants dont les pointes sont opposées se rejoignent, recouvrent complètement la corde (fig. 98), tandis qu'à la queue chacun d'eux forme un anneau dont

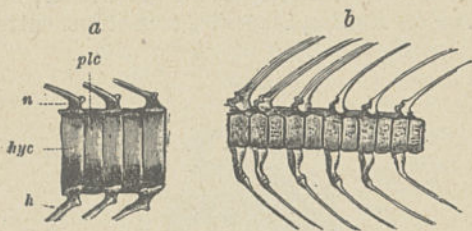


FIG. 99. — Vertèbres de Ganoïdes, d'après ZITTEL.

a, vertèbres caudales d'*Eurycormus speciosus*; — b, un morceau de la colonne vertébrale d'*Amia*, de la partie antérieure de la région caudale.

Mêmes lettres que dans les deux figures précédentes.

— h., arc hémal.

l'un porte les arcs neural et hémal, l'autre en étant dépourvu (vertèbres embolomères). Chacun de ces anneaux constitue une demi-vertèbre. Cette disposition s'observe encore dans la queue des Ganoïdes actuels (*Amia*) où deux demi-vertèbres peuvent se fusionner d'une manière parfaite pour en former une seule, mais dans d'autres points de la colonne des fusions plus nombreuses et portant sur des métamères différents s'opèrent, de sorte que la vertèbre définitive a une composition assez compliquée comme on le verra plus loin.

Chez les Tétrapodes, le développement des corps vertébraux s'opère suivant plusieurs modes distincts (GADOW).

Chez les Urodèles le corps des vertèbres est formé simplement à la queue par les basidorsalia et les basiventralia qui se réunissent en un anneau autour de la corde; les interdorsalia et les interventralia ne prennent aucune part à sa formation et donnent simplement le cartilage intervertébral. Dans le tronc les basiventralia manquent et sont remplacés par le tissu qui enveloppe la corde. Ce mode de production du corps est très particulier et constitue le *type pseudo-centrique* qui s'oppose à ceux des autres Tétrapodes.

Chez les Anoures il y a prépondérance des éléments dorsaux dans la formation du corps des vertèbres. Dans chaque segment la paire d'interventralia disparaît, remplacée par le développement prépondérant des interdorsalia. Basidorsalia et basiventralia s'unissent comme chez les Urodèles, mais la masse qui résulte de leur union constitue seulement la moitié craniale de la vertèbre, sa portion caudale est formée entièrement, dans le tronc, par les interdorsalia (vertèbre du *type notocentrique*). Ces trois paires de pièces cartilagineuses se fusionnent bientôt chez les Anoures en un tout unique, mais chez les Stégocéphales il n'en était pas ainsi, elles restaient distinctes et donnaient lieu à des vertèbres composées.

Chez *Archegosaurus* par exemple, dans les vertèbres du tronc les basiventralia forment un croissant ventral robuste embrassant la corde dans sa concavité, l'*hypocentre* de GAUDRY ou l'*intercentre* de COPE. Les interdorsalia forment sur le côté dorsal de la corde une paire de pièces situées derrière l'arc neural et qui ne se réunissent pas l'une à l'autre (*pleurocentres* GAUDRY, *centres*

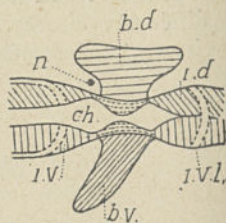


FIG. 100. — Vertèbre pseudocentrique, vertèbre caudale d'un Urodèle (schématique, d'après GADOW).

b. d., pièce basidorsale (arc neural); — b. v., pièce basiventrals (arc hémal); — ch., corde dorsale; — i. d., pièce interdorsale (cartilage articulaire de la vertèbre); — i. v., pièce interventrale (cartilage articulaire); — i. v. l., ligament intervertébral; — n., nerf.

COPE); les basidorsalia forment l'arc neural. A la queue du même animal on observe une disposition sans doute plus primitive où les quatre paires d'arcualia sont représentées, car il existe, en plus des pièces rencontrées dans le tronc, une paire de petits os placés sous les interdorsalia et qui répondent vraisemblablement aux interventralia (GADOW). Ces vertèbres ont souvent été décrites, en même temps que d'autres vertèbres fossiles appartenant à des Reptiles, sous le nom de vertèbres rachitomes; elles diffèrent cependant pour GADOW des vertèbres homonymes des Reptiles en ce que les interdorsalia prennent une part assez importante à la constitution du corps, ce qui ne se produit plus chez les Reptiles. Pour les distinguer des vertèbres rachitomes on peut les appeler vertèbres temnospondyles.

Chez les Amniotes la chorde est tout à fait réduite et ses dimensions sont insignifiantes par rapport à celles des corps vertébraux, même au début de leur formation.

Chaque vertèbre est originellement composée de trois paires d'arcualia : 1° les basidorsalia qui forment l'arc neural; 2° les basiventralia constituant un demi-cercle ou un disque qui joint les bases des arcs neuraux et porte les côtes; 3° les interventralia qui donnent le centre et qui apparaissent sous la chorde à droite et à gauche de la ligne médiane, derrière les autres pièces. Les interdorsalia manquent toujours et comme le centre est formé par les interventralia on a le type *gastrocentrique*.

Le développement de ces diverses parties est très variable suivant les formes et suivant les régions d'un même individu. Les trois pièces peuvent rester séparées, notamment chez certains Reptiles fossiles. Ainsi *Eryops* a une vertèbre tripartite comme celle du tronc d'*Archegosaurus*, mais bien différente dans sa composition; les arcs neuraux dérivés des basidorsalia sont placés sur le segment postérieur qui répond aux interventralia pour GADOW, et non aux pleurocentres comme le croit COPE (parce qu'il est ventral et non dorsal comme ces derniers); le segment antérieur du corps est formé par les basiventralia, car il porte les côtes. Cette vertèbre est donc du type *gastrocentrique*.

Dans les Amniotes actuels les différentes parties des vertèbres gastrocentriques sont fusionnées en une seule masse dans laquelle certaines d'entre elles jouent un rôle peu important. Ces parties restent toujours distinctes dans la première vertèbre cervicale (atlas). Là les basiventralia ne se fusionnent point avec le centre (interventralia), ils restent libres, formant au-dessous de ce dernier un arc qui les sous-tend (arc de

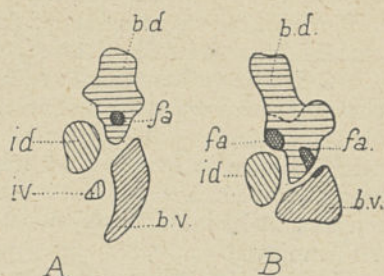


FIG. 101. — Vertèbres notocentriques. Vertèbre caudale (A) et dorsale (B) d'*Archegosaurus* (schématique, d'après GADOW).

b. d., pièce basidorsale (arc neural); — b. v., pièce basiventrals (hypocentre); — f. a., facette articulaire costale; — i. d., pièce interdorsale (pleurocentre); — i. v., pièce interventrals.

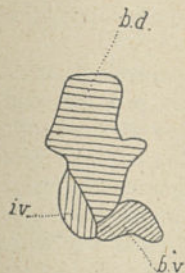


FIG. 102. — Vertèbre gastrocentrique. Vertèbre du tronc d'*Eryops* (schématique, GADOW).

b. d., pièce basidorsale (arc neural); — b. v., pièce basiventrals (partie du centre qui porte les côtes); — i. v., pièce interventrals (centre proprement dit).

ventralia ne se fusionnent point avec le centre (interventralia), ils restent libres, formant au-dessous de ce dernier un arc qui les sous-tend (arc de

l'atlas) et qui porte les arcs neuraux. Le centre se fusionne caudalement avec la vertèbre suivante dont il forme comme une apophyse, l'apophyse odontoïde (voyez plus loin, fig. 104).

On peut résumer ainsi les principaux modes de se comporter des composants vertébraux chez les Amniotes (GADOW) :

A. Les trois composants restent séparés, les basiventralia sont larges et portent la majeure partie de l'arc neural (vertèbre d'*Eryops*, atlas).

B. Le centre (interventralia) très élargi forme tout le corps et porte l'arc neural. Les basiventralia sont très réduits et forment les disques intervertébraux attachés à l'extrémité craniale du centre, ou bien, moins réduits, ils constituent les intercentres ou os en chevrons (tronc et queue de la plupart des Amniotes).

C. Le centre et l'arc neural seuls constituent les vertèbres, les basiventralia sont complètement perdus (tronc de maints Mammifères et Oiseaux.)

Enfin il ne faut pas oublier que chez les Mammifères les corps vertébraux présentent à leurs extrémités craniale et caudale un point d'ossification fournissant à chacune d'elles un disque épiphysaire absolument caractéristique.

Appendices des vertèbres (côtes, processus hémaux). — La valeur morphologique des côtes est encore très discutée; pour certains auteurs parmi lesquels on peut citer CLAUS, RABL, EIMER, ce sont des formations absolument indépendantes du squelette axial, qui prennent naissance dans les myoseptes transverses et se réunissent secondairement à la colonne vertébrale. Pour d'autres (GEGENBAUR, GADOW, GÖPPERT, SCHAUINSLAND, etc.), ce sont des appendices du squelette axial. GADOW dont nous avons suivi les idées pour la constitution des vertèbres, regarde les côtes comme des appendices latéraux des basiventralia. Ces derniers portent en outre d'autres appendices plus ventraux, les processus hémaux.

Une des raisons qui ont le plus contribué à obscurcir la compréhension des côtes, c'est que les deux sortes d'appendices des basiventralia peuvent, dans certaines circonstances, revêtir simultanément et sur une même vertèbre l'apparence de côtes. Ainsi les vertèbres du tronc des Polyptères et de certains Téléostéens (Salmonidés, Clupéidés) portent chacune sur un prolongement latéral de leur centre (support de la côte ou *moignon basilaire*), une paire de côtes supérieures placées dans le myosepte horizontal, et une paire de côtes inférieures situées plus en dedans que celles-ci, immédiatement au-dessous du péritoine dans les parois de la cavité viscérale, comme les côtes des Vertébrés supérieurs. Ces côtes inférieures répondent aux processus hémaux et n'ont rien à faire avec les côtes véritables représentées par celles qui siègent dans le myosepte horizontal. Si on suit en arrière les côtes inférieures on les voit en effet se continuer à la queue dans les arcs hémaux qui protègent les vaisseaux caudaux, tandis que les côtes supérieures disparaissent complètement à ce niveau.

En règle générale les deux sortes d'appendices des basiventralia ne se développent pas également dans un même segment, l'un d'eux seulement prend de l'importance tandis que l'autre régresse ou même disparaît. Ainsi dans le tronc de la plupart des Téléostomes et chez les Dipneustes on ne trouve plus qu'une sorte de côtes, les côtes inférieures (processus hémaux); les côtes supérieures au contraire (côtes vraies) existent seules chez les Sélaciens.

A la queue on trouve toujours des arcs hémaux, le plus souvent seuls. Pour certains auteurs toutefois les arcs hémaux des Téléostéens ne seraient pas entiè-

rement homologues à ceux des autres Poissons, parce qu'ils seraient formés par les moignons basilaires seuls, sans l'intervention des processus hémaux eux-mêmes. Les moignons basilaires siègent toujours à la partie ventrale du corps de la vertèbre, ils peuvent s'élever latéralement sur les côtés mais n'atteignent que très rarement les arcs neuraux et restent d'habitude cantonnés sur le corps vertébral. Il en résulte que les arcs neuraux existent seuls à la partie dorsale de la vertèbre sans être accompagnés d'apophyses transverses qui manquent à tous les Poissons et apparaissent au contraire à partir des Amphibiens.

Ces apophyses prennent naissance à la suite d'une migration dorsale du support de la côte. Le détail de cette migration a été suivi avec beaucoup de soin par GÖPPERT chez les Urodèles. La cause de ce transfert réside sans doute dans la migration dorsale du myosepte horizontal. A ce transfert sont liés : 1° la formation de l'apophyse transverse par la soudure du support de la côte à l'arc neural avec lequel il ne fait plus qu'un désormais; 2° la division de l'extrémité proximale de la côte en deux branches, l'une dorsale qui se continue avec l'apophyse transverse, l'autre ventrale qui s'insère à la partie ventrale du corps vertébral. Les deux branches de bifurcation de l'extrémité vertébrale des côtes ne se conservent pas toujours, l'une d'elles peut disparaître comme chez les Anoures par exemple, où la branche dorsale persiste seule de sorte que la côte est uniquement portée par l'apophyse transverse qu'elle continue latéralement.

Chez les Amniotes les côtes sont aussi en rapport avec l'apophyse transverse par une saillie dorsale qu'elles présentent, le *tubercule*, et avec le corps vertébral par leur *tête*. Leur extrémité proximale est donc aussi bifurquée, les branches de bifurcation étant représentées par le tubercule et par la tête. Mais l'adaptation amène de grandes variations dans leurs dispositions et notamment dans leur extrémité proximale qui peut redevenir simple.

Chez tous les Tétrapodes toutes les vertèbres peuvent théoriquement porter des côtes, seules les dernières caudales font exception. Ces côtes n'ont pas naturellement le même développement dans toute l'étendue de la colonne; elles sont généralement très courtes dans la région cervicale et circonscrivent, avec les apophyses transverses auxquelles elles se réunissent distalement, un trou ou un tunnel dans lequel passe l'artère vertébrale. Dans la région thoracique elles sont longues et bien développées; à la région lombaire elles manquent ou mieux existent chez l'embryon et se fusionnent bientôt avec l'apophyse transverse. Il en est de même à la région sacrée où elles sont très distinctes chez l'embryon pour se confondre ensuite avec les apophyses transverses lors de la fusion des parties constitutives de cette région. Elles ne se montrent guère à la queue que chez les Urodèles et chez beaucoup de Reptiles et dans les premières vertèbres seulement.

Les apophyses hémales ne sont développées dans le tronc que chez certains Poissons où elles forment les côtes inférieures, mais elles existent toujours dans la queue de tous ces animaux. Elles se rencontrent aussi sous la forme d'os en V ou en chevrons sur les vertèbres caudales de beaucoup de Reptiles (Crocodiles, *Hatteria*, etc.) et de Mammifères à queue richement musclée, par suite pourvue de vaisseaux bien développés (Kanguroos, Cétacés, Siréniens).

Les deux côtes d'une même paire ne se rejoignent entre elles sur la ligne médiane ventrale que chez les Amniotes. Chez les Poissons leurs extrémités n'atteignent jamais cette ligne, et elles en restent encore plus éloignées chez les Amphibiens où leurs dimensions sont en général très faibles. Il en résulte que chez les Poissons ni chez les Amphibiens il n'y a jamais de vrai sternum.

En effet, le sternum est engendré par la soudure de deux bandes cartilagineuses, les *bandelettes sternales*, formées par la réunion des extrémités distales d'un certain nombre de côtes thoraciques de l'embryon.

Les deux bandelettes sternales se rapprochent peu à peu l'une de l'autre, puis se soudent entre elles en une plaque impaire et médiane qui constitue le sternum dont nous parlerons plus loin.

Rapports entre les segments osseux ou scléromères et les myomères. — Dans nombre de cas, chez les Poissons, ces deux sortes de segments coïncident absolument et se recouvrent, mais il n'en est pas toujours ainsi, soit dans la longueur de la colonne d'un même individu, soit dans les diverses espèces. On a vu plus haut que dans la queue d'un Ganoïde osseux, *Amia*, il se forme pour chaque segment deux demi-vertèbres. Dans d'autres points de la colonne ces deux demi-vertèbres se fusionnent si intimement que toute trace de soudure entre leur corps disparaît et que l'on a une vertèbre unique. Or les demi-vertèbres qui se fusionnent ainsi peuvent appartenir, ou bien au même segment primitif, et dans ce cas le scléromère qu'elles forment coïncide avec son myomère, ou bien la demi-vertèbre craniale d'un segment s'unit à la demi-vertèbre caudale du segment précédent et le myomère se trouve ainsi placé à cheval sur deux vertèbres, la segmentation squelettique alterne avec la segmentation musculaire. Il y a en quelque sorte, comme le disait REMAK pour l'embryon des Vertébrés supérieurs, une nouvelle segmentation (*Neugliederung*) alternant avec la segmentation protovertébrale.

La néo-segmentation du squelette axial est une question encore fort obscure. A première vue, elle paraît nécessitée par le fonctionnement différent des muscles chez les Poissons et chez les Tétrapodes. Chez les premiers l'immense majorité des muscles n'agit qu'indirectement sur la colonne par l'intermédiaire des myoseptes, il n'est pas besoin par conséquent qu'ils alternent avec les pièces sque-

lettiques. Dans les seconds au contraire, les muscles du tronc étant toujours tendus entre des pièces squelettiques appartenant à des vertèbres différentes, les articulations de celles-ci doivent forcément alterner avec le ventre des muscles. Aussi la néo-segmentation du squelette se rencontre-t-elle chez tous les Vertébrés terrestres. On l'observe directement chez certains embryons, au moins dans certains points où les rapports primitifs restent mieux conservés. A un moment donné, dans la masse continue du mésenchyme formée par les sclérotomes fusionnés entre eux, on voit apparaître vis-à-vis du milieu de la protovertèbre une fente suivant un plan perpendiculaire à la corde et qui correspond exactement à la place des futures articulations intervertébrales. C'est la *fente intervertébrale* de VON EBNER. Ces fentes déterminent la segmentation du squelette mésenchymateux ou membraneux, chaque segment compris entre elles provient par moitié de chacun des deux segments primitifs

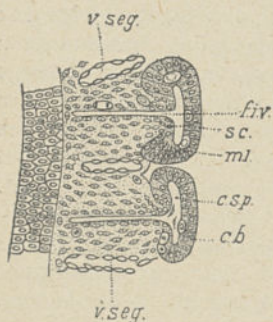


FIG. 103. — Coupe frontale dans la région postérieure du tronc chez un embryon de Couleuvre, pour montrer la néo-segmentation, d'après V. EBNER.

c. b., cutisblatt; — c. s. p., cavité du segment primitif; — f. i. v., fente intervertébrale; — m. l., lame musculaire du myotome; — sc., sclérotome; — v. seg., vaisseau segmentaire.

voisins et par conséquent alterne avec eux. C'est dans l'épaisseur de ce nouveau segment vertébral membraneux que naîtront plus tard les pièces cartilagineuses distinctes qui formeront la vertèbre.

Mais si le mode suivant lequel s'établit l'alternance de deux segmentations paraît facile à saisir chez les Amniotes, grâce à la présence de la fente intervertébrale, il n'en est pas de même chez les Poissons, et il est impossible de concilier les opinions émises sur sa formation par divers auteurs récents (GADOW, SCHAUINSLAND), d'autant plus que les vertèbres peuvent présenter parfois une complication considérable. Dans certaines parties de la colonne vertébrale d'*Amia* une seule vertèbre peut résulter de la fusion de trois demi-vertèbres (SCHAUINSLAND), de sorte qu'elle équivaut à un segment primitif et demi. Si cette fusion se produisait sur une certaine étendue, elle pourrait aboutir à une diminution du nombre des scléromères par rapport à celui des myomères, disposition qui se rapproche de quelques-uns des faits compris sous le nom de diplo- et de polyspondylie.

Diplospondylie, polyspondylie. — La diplospondylie ou même la polyspondylie ont été signalées depuis longtemps par divers auteurs chez les Elasmobranches. Chez ces animaux les corps vertébraux ne présentent pas une régularité absolue vis-à-vis des arcualia qu'ils supportent, ou si l'on veut, ils suivent une segmentation assez différente de la leur. Ainsi dans le tronc d'*Heptanchus* chaque corps vertébral répond à quatre paires de pièces cartilagineuses dorsales et à deux paires consécutives de nerfs spinaux. On peut donc admettre qu'il répond à deux segments primitifs et considérer les cartilages dorsaux comme représentant deux basidorsalia et deux interdorsalia appartenant à ces deux segments. Ici le nombre des corps vertébraux est réduit par rapport à celui des métamères. A la queue la disposition est inverse et l'on observe dans l'étendue d'un seul segment, déterminé par ses nerfs, deux corps vertébraux surmontés seulement par deux paires de pièces cartilagineuses, les basidorsalia pour l'un, les interdorsalia pour l'autre; chacun de ces corps répond donc à une demi-vertèbre et l'on peut dire qu'il y a dans la queue diplospondylie, ou deux corps vertébraux par segment. Cette diplospondylie est en quelque sorte normale (SCHAUINSLAND); elle est produite par le développement complet des composants habituels de la vertèbre qui se groupent ici en deux individualités semblables, tandis qu'ailleurs certaines de leurs parties s'atrophient ou se subordonnent les unes aux autres pour former un seul tout. Mais à côté de cette diplospondylie normale il existe des cas plus compliqués où l'on voit par exemple, dans l'étendue d'un seul segment musculaire, plus de pièces cartilagineuses qu'il n'y en a typiquement. Deux explications peuvent alors se présenter: ou bien certaines de ces pièces cartilagineuses sont des segments des arcualia (dorso-spinalia) déplacés et qui viennent se disposer entre les basidorsalia et les interdorsalia sur les corps vertébraux (H. GADOW), elles n'indiquent point la multiplicité des segments squelettiques pour le segment musculaire; ou bien, au contraire, il y a véritablement plusieurs segments squelettiques dans un seul segment musculaire et cette multiplication s'explique par une réduction des myomères résultant de la fusion en un seul de deux ou de plusieurs d'entre eux. Il y aurait dans ce cas une véritable polyspondylie. SCHAUINSLAND signale plusieurs faits en faveur de cette manière de voir dont on comprend toute l'importance au point de vue des théories sur la nature des métamères.

Pour la bibliographie voir à la fin du § 2.

§ 2. — Colonne vertébrale envisagée dans son ensemble.

Cyclostomes. — Chez les Cyclostomes il n'y a point de corps vertébraux (colonne aspondyle ou acentrique). Les arcualia sont réduits à deux paires de pièces dorsales pour chaque segment, disposées d'après SCHAUINSLAND de la manière suivante. En allant d'un myosepte à l'autre, c'est-à-dire dans l'étendue d'un métamère, on trouve d'avant en arrière : 1° le vaisseau intersegmentaire situé dans la portion caudale du myosepte antérieur; 2° la racine motrice de la paire spinale; 3° le premier arc cartilagineux; 4° la racine sensible; 5° le second arc cartilagineux et 6° le myosepte.

La chorde, volumineuse, forme à elle seule la colonne représentée chez d'autres animaux par les corps des vertèbres. Elle est cylindrique, effilée à son extrémité postérieure, et se compose de deux parties, le tissu propre et les gaines. Le tissu propre consiste en de grandes cellules claires et en une couche périphérique de cellules plus petites, régulières, l'*épithélium chordal*, continu avec les cellules centrales. Les gaines, entièrement formées par la chorde elle-même dont elles représentent la cuticule, sont au nombre de trois et comprennent : en dedans une mince élastique interne, au milieu une couche assez épaisse renfermant de fines fibrilles ondulées et entrelacées, mais pas de cellules, en dehors une élastique externe. Sur l'élastique externe s'appuient les lames fibreuses qui circonscrivent les arcs neural et hémal, et dans l'épaisseur de laquelle prennent place, du côté dorsal seulement, les arcualia. La partie supérieure de l'arc neural, au-dessus de la moelle, est occupée par un tissu de soutènement particulier (tissu fibro-hyalin, RENAULT) que l'on a comparé parfois au ligament dorsal qui occupe la même place chez les Poissons, mais qui joue vraisemblablement un rôle protecteur vis-à-vis de la moelle en maintenant écartées les parois fibreuses du canal neural que les arcualia, insuffisamment développés et non unis en dessus, ne peuvent garantir contre les déformations. A la queue toutefois où les mouvements sont plus étendus, les pièces cartilagineuses confluent plus ou moins entre elles et forment une lame sur laquelle s'appuient les rayons de soutien de la nageoire caudale.

Poissons. — La colonne vertébrale, très variable, se présente chez eux avec les divers types : acentrique, chordacentrique, arcocentrique.

1° Le type acentrique est réalisé chez les Chondrostéens, les Holocéphales et les Dipneustes.

Les Ganoïdes cartilagineux n'ont pas de corps vertébraux et présentent comme les Cyclostomes une chorde persistante revêtue par des gaines anhistes et uniquement dérivées du tissu chordal, mais sur ces gaines s'appuient des arcualia bien développés qui forment du côté dorsal un revêtement continu au canal neural. Les basidorsalia grands et continués par des pièces dorsales distinctes (supradorsalia) se réunissent au-dessus du toit du canal rachidien et se prolongent en une épine neurale; ce sont les arcs supérieurs ou dorsaux de certains auteurs. Les interdorsalia s'intercalent régulièrement entre eux, complétant les parois du canal rachidien; ils ont été nommés parfois « intercalaires ». Du côté ventral les basiventraux sont larges, et portent un prolongement latéral, le moignon basilaire qui se continue par une côte. Les interventraux s'interposent entre eux. Dans le sommet du canal rachidien existe un

gros ligament qui se poursuit sur toute la longueur du squelette axial.

D'autres Poissons (Holocéphales, Dipneustes) manquent encore de corps vertébraux, mais la gaine moyenne de leur chorde est devenue cellulaire par la migration de cellules venues des arcualia et qui l'envahissent dans toute son épaisseur, formant ainsi un tube de tissu cartilagineux ou fibro-cartilagineux d'une certaine épaisseur. La gaine élastique externe persiste. Les autres dispositions diffèrent un peu dans les deux groupes.

Chez les Holocéphales il se développe au milieu de l'épaisseur de la gaine moyenne de la chorde des anneaux calcifiés dont le nombre est assez grand pour chaque myomère et qui n'ont aucun rapport avec les corps vertébraux. Les arcualia dorsaux forment une paroi continue au canal rachidien.

Chez les Dipneustes il n'y a pas d'anneaux calcifiés dans la gaine cellulaire de la chorde et les interdorsalia disparaissent, de sorte que la paroi du canal rachidien présente comme dans la plupart des Vertébrés des parties squelettiques fournies par les interdorsalia et des intervalles plus ou moins grands remplis par les parties molles.

2° Les Poissons chordacentriques sont représentés par les seuls Elasmobranches. Chez ces animaux la gaine moyenne de la chorde devient cellulaire par envahissement de cellules venues des arcs, puis dans son épaisseur se différencie, là où doit naître chaque corps vertébral, une lame cartilagineuse de structure un peu spéciale, disposée en forme de sablier ou de deux cônes réunis par leur sommet et qui se calcifie bientôt. Avec l'accroissement ultérieur la chorde s'adapte à cette forme du premier corps vertébral et présente un étranglement au milieu de chaque corps, des élargissements à ses extrémités. Autour du premier sablier interne de cartilage calcifié qui donne les vertèbres *cyclospondyles* se déposent plus tard de nouvelles couches calcifiées, et suivant qu'elles sont concentriques à la première ou bien en forme de lames rayonnantes, on a les vertèbres *tectospondyles* dont les lames se recouvrent concentriquement ou *astérospondyles*. Il est probable que pendant cet accroissement des couches extérieures à la gaine chordale s'ajoutent à elle pour former les corps vertébraux, constituant la partie désignée par GÖRTE sous le nom de *vertèbre secondaire* par opposition au corps développé dans l'épaisseur de la gaine et qui constitue la *vertèbre primaire*. Dans les squelettes fossiles ou préparés par macération les parties calcifiées persistent seules.

Les corps de vertèbres présentent la forme de sablier ou sont excavés à leurs deux extrémités (vertèbres amphicoèles). Pendant la vie les vertèbres sont réunies entre elles par la portion intervertébrale de la gaine cellulaire de la chorde qui persiste et forme un ligament fibro-cartilagineux; en même temps l'espace compris entre les cavités correspondantes des corps vertébraux est rempli par le tissu de la chorde qui constitue en ce point un coussinet élastique.

3° Les Poissons arcocentriques sont représentés par les Holostéens et par les Téléostéens. Chez tous les gaines chordales restent minces et ne jouent qu'un faible rôle, les corps de vertèbres sont formés par les arcualia qui envahissent peu à peu la chorde et se substituent finalement à elle d'une manière à peu près complète. Les phases de cette évolution des corps vertébraux sont très ménagées et l'on possède une série de types intermédiaires représentés chez des espèces distinctes. Les Ganoïdes fossiles avaient tous une chorde persistante sur laquelle les arcs n'envoyaient que de minces prolongements, tandis que les espèces vivantes ont des vertèbres entièrement osseuses. C'est là un cas bien net

d'évolution continue dans un même groupe, et paraissant conditionnée par le temps. Les Holostéens ont des vertèbres amphiocèles, sauf *Lepidosteus* qui, par une exception unique, possède des vertèbres opisthocèles s'articulant entre elles par une tête antérieure ou craniale qui s'enfonce dans la cavité correspondante de l'extrémité caudale de la vertèbre précédente. Les arcualia ne forment plus une paroi continue au canal rachidien; ils constituent des arcs neuraux distincts, surmontés chacun par une neurépine et des arcs inférieurs représentés par les moignons basilaires et les côtes, ou à la queue par des arcs hémaux fermés.

Chez les Téléostéens il en est de même, les vertèbres toujours osseuses sont amphiocèles et réunies entre elles par des ligaments intervertébraux limités au pourtour du corps vertébral. Elles présentent des arcs neuraux et des arcs inférieurs. Comme chez les Ganoïdes, l'apophyse qui porte la côte est toujours insérée sur le corps vertébral, jamais sur les arcs supérieurs, il n'y a pas d'apophyses transverses. Les vertèbres ne s'articulent pas non plus entre elles autrement que par leurs corps; il n'y a pas d'apophyses articulaires sur les arcs neuraux, ou, si l'on en trouve parfois (*Gadus morrhua*), la rareté même du fait et la faible importance de cette articulation montrent bien que le type ichthyen ne comporte pas cette différenciation de la vertèbre qui va prendre au contraire une grande importance à partir des Amphibiens.

La colonne vertébrale des Poissons est essentiellement un appareil de réaction élastique contre les mouvements de flexion latérale produits par les muscles. Son élasticité est toujours très grande, qu'elle soit formée d'une tige chordale continue ou de segments vertébraux, parce que ces derniers sont unis entre eux par des ligaments ou par des coussinets élastiques constitués par des restes de chorde. Cette élasticité est en outre assurée par les ligaments longitudinaux qui s'étendent sur toute la colonne et qui sont au nombre de trois (KLAATSCH) : 1° un ligament dorsal supérieur très puissant, placé entre les arcs supérieurs immédiatement au-dessous de la neurépine; 2° un ligament dorsal inférieur posé sur le plancher du canal neural contre la gaine élastique externe; 3° un ligament ventral situé entre la base des arcs inférieurs contre la même gaine. Ces deux derniers sont beaucoup moins puissants que le premier.

Sur cet appareil élastique les muscles n'agissent point directement. Le nombre des fibres musculaires insérées sur des pièces du squelette axial, vertèbres, côtes ou apophyses, est absolument insignifiant, l'immense majorité d'entre elles s'attachent aux myoseptes et n'ont aucun rapport avec les os. Cependant l'action de ces fibres porte directement sur le squelette en deux points : en avant, parce qu'elles s'attachent au crâne ou à des myoseptes fixés extérieurement à la ceinture scapulaire et qui y trouvent un appui, en arrière parce que les myoseptes, en diminuant graduellement de largeur, finissent par se confondre avec le squelette de la queue. En dehors de ces deux points il n'y a aucun rapport direct entre les muscles et la colonne vertébrale, mais les muscles en se contractant courbent la colonne de leur côté et celle-ci reprenant grâce à son élasticité sa position première produit les déplacements de la nageoire caudale nécessaires à la locomotion.

La colonne vertébrale des Poissons ne présente que deux régions différentes, le tronc et la queue. La limite de ces deux régions coïncide avec celle de la cavité générale. Dans le tronc il y a, sauf chez les Cyclostomes et les Chimères, des côtes très peu développées (Raies) ou plus étendues (autres Poissons), mais qui ne se soudent jamais sur la ligne médiane en un sternum. La queue offre des formes

multiples en rapport avec une régression marquée de la partie terminale de la colonne qui disparaît plus ou moins complètement, ou, chez certains Téléostéens, forme un osselet allongé résultant de la fusion d'un certain nombre de vertèbres, l'urostyle.

Amphibiens. — On a vu plus haut comment se forment les vertèbres de ces animaux, et l'on a appris que, d'après Gadow, leur type n'est pas le même chez les Urodèles (vertèbres pseudocentriques), et chez les Anoures (vertèbres notocentriques). Chez les Urodèles les corps vertébraux sont en forme de sablier et primitivement remplis par la chorde, mais au niveau des élargissements intervertébraux apparaît du cartilage qui sert à l'union des corps et se comporte de diverses manières; tantôt il reste limité à la périphérie de l'élargissement intervertébral de la chorde et forme un disque traversé par la chorde et réunissant les deux vertèbres (Protée); tantôt il se développe davantage, envahit tout l'espace intervertébral et se creuse d'une cavité articulaire qui le découpe en une tête saillante rattachée à la vertèbre postérieure et reçue dans une cavité correspondante creusée dans l'extrémité caudale de la vertèbre précédente (vertèbres opisthocèles). Cette articulation n'est du reste parfaite que chez les types supérieurs d'Urodèles. La chorde a dès lors à peu près complètement disparu, d'autant que sa portion intravertébrale est remplacée par du cartilage, ou mieux se transforme directement en cartilage au niveau de l'étranglement du sablier (cartilage intravertébral). Les stades successifs de ce développement, par lequel partant d'une vertèbre amphiocèle à chorde persistante on arrive à une vertèbre opisthocèle totalement dépourvue de chorde, sont représentés dans les colonnes d'espèces fossiles (Stégocéphales lépospondyliens) et de divers Urodèles vivants, mais ce parallélisme onto-phylogénique ne s'observe que dans le groupe des Urodèles et dans leurs ancêtres Stégocéphales probables, il ne se continue pas des Urodèles aux Anoures comme il a déjà été dit. Les vertèbres des Anoures sont généralement procoèles.

La caractéristique de la colonne des Amphibiens consiste dans la présence d'apophyses articulaires portées par les arcs dorsaux et dans celle d'apophyses transverses également rattachées à ces arcs. Les apophyses articulaires soutiennent les vertèbres et constituent un nouveau mode d'union entre elles. Chez les Urodèles supérieurs et les Anoures où les corps s'articulent aussi entre eux, il résulte de ces multiples articulations que la chaîne vertébrale est moins élastique mais beaucoup plus mobile que chez les Poissons (WIEDERSHEIM).

La colonne des Amphibiens se divise en plusieurs régions : cervicale, thoracique ou du tronc, sacrée et caudale.

La région cervicale comprend toujours une seule vertèbre en forme d'anneau muni à son bord antérieur et ventral, chez diverses espèces, d'un petit prolongement rappelant l'apophyse odontoïde de l'axis. Cette vertèbre cervicale unique s'articule avec les deux condyles occipitaux et ne porte pas de côtes. Elle a reçu des noms différents suivant les points de vue sous lesquels on l'a envisagée. D'abord, comme elle s'articule avec l'occipital, on l'a comparée à l'atlas des Amniotes, mais lorsque STÖHR eut montré que dans le cours de la vie embryonnaire une vertèbre se fusionne avec le crâne et passe dans sa composition sans laisser de traces, on compara la vertèbre cervicale unique à l'axis (WIEDERSHEIM, olim). Plus tard on tint compte pour comparer cette vertèbre à celles des Amniotes, du rang qu'elle occupe dans les segments de l'animal, comptés d'après le nombre des paires nerveuses. Or celui-ci montre que le crâne

des Amniotes renferme plus de segments que celui des Amphibiens, car il contient les nerfs spinal et hypoglosse qui sont représentés par les deux premières paires spinales des Amphibiens. Les deux premières vertèbres de ces animaux sont donc morphologiquement antérieures à l'atlas ou proatlantiques; de plus, comme il existe chez beaucoup d'Amniotes et d'Amphibiens un nerf situé entre l'occipital et la première vertèbre (nerf proatlantique) et qui appartient vraisemblablement à une vertèbre disparue (ALBRECHT), on voit qu'il existe chez les Amphibiens au moins trois vertèbres avant celle qui répond à l'atlas des Amniotes (K. PETER.)

Les vertèbres du tronc sont en nombre variable; très nombreuses chez les Apodes où elles s'étendent sur presque toute la longueur du corps, elles le sont moins chez les Urodèles — soixante-deux chez la Sirène lacertine (CUVIER), douze à quinze chez divers Tritons (WIEDERSHEIM) — et moins encore chez les Anoures où elles sont réduites à sept ou même à quatre, le plus petit nombre observé chez les Vertébrés. En effet chez la Grenouille la neuvième vertèbre à partir de l'occipital est la vertèbre sacrée, il reste donc seulement huit présacrées dont la première peut être dite cervicale. Mais ce nombre est encore moindre chez *Hymenochirus* qui a seulement cinq présacrées, soit quatre dorsales.

La région sacrée manque seulement aux Apodes, chez les autres elle est constituée dans l'immense majorité des cas par une seule vertèbre qui porte une large apophyse et une côte plus ou moins développée avec laquelle l'iliaque se met en rapport. Cette vertèbre occupe un rang variable, c'est habituellement chez les Anoures la neuvième à partir de l'occipital, mais ce peut être aussi la sixième chez *Hymenochirus*. Dans les genres *Pelobates*, *Pipa* et *Hymenochirus*, il y a deux vertèbres sacrées qui sont chez *Pipa* la neuvième et la huitième, chez *Hymenochirus* la septième et la sixième.

La région caudale, très réduite chez les Apodes, est plus ou moins longue chez les Urodèles (trente-cinq vertèbres chez la Sirène d'après CUVIER, vingt-cinq à trente-cinq chez divers Tritons, WIEDERSHEIM). Elle porte souvent des pièces en chevron qui protègent les vaisseaux caudaux.

Chez les Anoures elle est remplacée par une tige osseuse creuse en avant, pleine en arrière et présentant à sa partie antérieure un ou deux trous pour le passage du dernier, rarement des deux derniers nerfs spinaux. Cette pièce résulte de la fusion des vertèbres post-sacrées et a reçu le nom d'urostyle ou de coccyx. Elle dérive de la fusion de dix à douze vertèbres caudales et s'étend jusqu'au-dessus de l'extrémité terminale du corps, occupant au moins la moitié, sinon plus, de la longueur totale de la colonne.

Reptiles. — La classe des Reptiles contient un si grand nombre de formes qu'il est impossible d'entrer dans les détails pour lesquels nous renvoyons au chapitre IV, III^e partie.

D'une manière générale les vertèbres, du type gastrocentrique, sont procœles et la chorde réduite de bonne heure à des restes intravertébraux disparaît totalement. Mais on trouve encore des vertèbres amphicœles avec restes de chorde intervertébraux chez les Geckos et l'on assiste pour ainsi dire graduellement chez certaines familles au passage des vertèbres amphicœles primitives aux vertèbres procœles actuelles. Ainsi les Crocodiles Eusuchiens du Jurassique ont des vertèbres amphicœles avec probablement des restes de chorde dans les cavités intervertébrales, tandis que leurs représentants de

l'époque crétacée ont des vertèbres procoèles comme les actuels. C'est là un exemple fort intéressant du développement progressif d'un appareil important dans une famille sans que d'autre part le type général de l'organisation soit changé. Les basiventralia se présentent soit sous la forme d'os en chevrons, soit sous celle de disques intervertébraux (Crocodiles, *Sphenodon*).

On distingue dans la colonne les régions cervicale, thoracique, lombaire, sacrée et caudale.

Le nombre des vertèbres dans chacune de ces régions est excessivement variable, les changements s'effectuent aux dépens des régions voisines qui sont partiellement englobées dans la zone modifiée.

Les vertèbres cervicales varient de trois à neuf. Il y a toujours un atlas ayant la forme d'un anneau et un axis. L'atlas est formé par l'union des basiventralia de la première vertèbre avec ses basidorsalia. Le corps de cette pre-

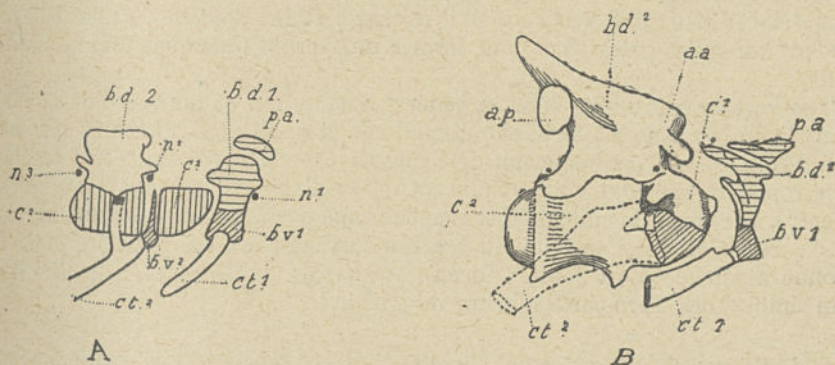


FIG. 104. — Les deux premières vertèbres cervicales d'un Crocodile, d'après GADOW.

A, analyse schématique de la composition de ces vertèbres. — B, les mêmes chez *Crocod. vulgaris*.

a. a., apophyse articulaire antérieure; — a. p., apophyse articulaire postérieure; — b. d. 1, b. d. 2, basidorsaux (arcs neuraux) de la 1^{re} et de la 2^e vertèbre; — b. v. 1, basiventral de la 1^{re} vertèbre (arc de l'atlas); — b. v. 2, basiventral de la 2^e vertèbre; — c. 1, corps de la 1^{re} vertèbre (interventral); — c. 2, corps de la 2^e vertèbre (interventral); — ct. 1, ct. 2, 1^{re} et 2^e côtes; — n. 1, n. 2, n. 3, trois premiers nerfs cervicaux; — p. a., proatlas.

mière vertèbre (interventralia) ne se soude pas aux autres parties du même segment mais en reste séparé tandis qu'il se fusionne avec les basiventralia et le corps de la deuxième vertèbre dont il constitue une apophyse saillante, l'*apophyse odontoïde*, qui s'articule par sa pointe avec le condyle occipital qui se meut horizontalement au-devant d'elle. Le basiventral de l'atlas porte chez les Crocodiles une paire de côtes. De même font les basiventralia de la deuxième vertèbre qui se poursuivent en outre entre le corps de l'atlas et celui de la deuxième vertèbre sous la forme d'un disque intervertébral qui porte la deuxième côte et qui disparaît bientôt par sa soudure totale avec le corps des deux premières cervicales. On trouve chez les Crocodiles en-dessus de l'arc neural de l'atlas une pièce osseuse impaire placée dans l'enveloppe membraneuse du canal rachidien et qui a été considérée par ALBRECHT comme un reste de la vertèbre disparue dont il admet l'existence entre l'occipital et l'atlas, d'où le nom de *proatlas* qu'il lui a donné. GADOW se fondant sur la situation de cette pièce et sur ce qu'elle est entièrement caudale par rapport au nerf proatlant-

tique pense qu'elle ne peut représenter un reste de l'arc de la vertèbre à laquelle appartenait ce nerf parce que les nerfs sortent toujours à travers les arcs ou en arrière d'eux, mais jamais en avant. Il refuse donc à cette pièce la valeur d'un reste vertébral et l'homologue à une pièce dorsale (éparcuaire) séparée des arcs dorsaux de l'atlas. Il faut ajouter cependant que SCHAUINSLAND figure chez un embryon de *Sphenodon*, en avant de l'apophyse odontôide, un petit nodule cartilagineux que l'on pourrait regarder comme le corps d'une vertèbre proatlantique.

Les vertèbres cervicales portent en général des côtes assez développées et dont les extrémités allongées en croissant s'imbriquent chez les Crocodiles de manière à former un soutien latéral pour la colonne cervicale.

Les vertèbres thoraciques et lombaires sont en nombre variable, les premières portent des côtes dont quelques-unes s'articulent avec le sternum.

Les vertèbres sacrées sont typiquement au nombre de deux, mais leur nombre peut s'élever bien au-dessus de ce chiffre chez certains Reptiles fossiles. Elles se soudent rarement entre elles pour former un sacrum (quelques fossiles seulement).

Les vertèbres caudales sont en général nombreuses et munies d'os en chevrons là où la queue est forte et puissante et par suite les vaisseaux caudaux bien développés. Chez beaucoup de Sauriens ces vertèbres sont très fragiles et se rompent aisément suivant un septum cartilagineux qui existe au milieu du corps. Lorsque à la suite de cette rupture une partie de la queue est enlevée, elle se régénère par l'activité du septum cartilagineux en question, mais la colonne régénérée n'est jamais formée de vraies vertèbres et reste à l'état d'un simple tube fibro-cartilagineux insegmenté.

Oiseaux. — Les vertèbres des Oiseaux sont construites d'une manière générale comme celles des Reptiles, mais leur colonne vertébrale présente des dispositions tout à fait spéciales en rapport avec leur genre de vie.

Les vertèbres cervicales sont nombreuses. On en compte d'après CUVIER de treize (Rossignol, Aigle commun, Coq) à vingt-trois (Cygne à bec noir). Elles sont très mobiles les unes sur les autres.

Les vertèbres thoraciques sont moins nombreuses (de sept à onze), elles ont une tendance à se souder entre elles et le plus souvent leurs apophyses épineuses sont fusionnées en une lame continue.

Les vertèbres sacrées s'élèvent à un nombre qui n'est atteint chez aucun des autres Vertébrés, pas même chez les Dinosauriens fossiles, et se soudent en une masse continue, le *sacrum*. Primitivement chez les embryons il y a, comme chez les Reptiles, deux vertèbres sacrées qui s'unissent par de larges apophyses costiformes avec l'ilion, mais ce dernier s'accroît en avant et en arrière des vertèbres primitives et capte un certain nombre de segments pré- et post-sacrés qui s'ajoutent aux deux premières vertèbres pour former avec elles le sacrum définitif qui comprend depuis neuf (Oiseau-mouche) jusqu'à seize vertèbres.

Les vertèbres caudales sont en nombre assez considérable chez les embryons avant la formation des sacrées secondaires, on en compte dix-huit à dix-neuf (WIEDERSHEIM); parmi elles sept à huit sont englobées dans le sacrum, cinq demeurent libres et distinctes, six enfin se fusionnent en une pièce osseuse unique, carénée dorsalement, le *pygostyle* ou *os en soc de charrue*. La formation de ce dernier répond à la nécessité de fournir une pièce solide pour servir d'appui aux rectrices en même temps qu'aux muscles destinés à les mouvoir. Dans le

pygostyle comme dans les autres points de la colonne où les actions de force deviennent très grandes, chez les Oiseaux et chez les Mammifères, on assiste à une fusion des corps vertébraux. Étant donné le nombre primitif des vertèbres caudales on voit que la queue présente d'abord des ressemblances assez grandes avec celles des Reptiles ou d'*Archæopteryx*, et qu'elle s'en distingue plus tard uniquement par l'accaparement d'un certain nombre de vertèbres par le sacrum et par la formation du pygostyle.

Mammifères. — Les vertèbres des Mammifères appartiennent au type gastrocentrique (GADOW), toutefois les basiventralia ne sont représentés par du cartilage que dans la première vertèbre cervicale, où ils forment le premier des arcs ventraux décrits chez les embryons par FRORIEP sous le nom de sangles hypochordales. D'habitude les sangles hypochordales sont très régressées chez les Mammifères et ne s'observent même pas à l'état membraneux chez le Rat (WEISS). Enfin ces vertèbres diffèrent de celles des autres Amniotes par la présence des disques épiphysaires.

Le nombre des vertèbres cervicales des Mammifères offre une fixité assez grande pour contraster vivement avec leur variabilité dans les autres groupes; il est généralement de sept, à quelques exceptions près (le Lamantin en a six et l'Unau neuf). L'articulation de l'atlas avec l'axis diffère un peu de celle des Sauropsidés à cause de la disparition des basiventralia de la deuxième vertèbre. Chez les Sauropsidés où ces basiventralia existent, l'anneau de l'atlas s'articule avec eux, l'articulation atlanto-axienne se fait à l'intervalle entre les deux vertèbres, elle est intervertébrale. Dans les Mammifères où les basiventralia manquent l'anneau de l'atlas recouvre partiellement l'axis et leur articulation est intravertébrale (GADOW).

Les vertèbres thoraciques se reconnaissent à la présence de côtes. Leur nombre varie beaucoup; comme extrêmes on peut citer le Tatou noir avec dix vertèbres et l'Unau qui en possède vingt-quatre (CUVIER). Les lombaires qui n'ont jamais de côtes varient encore davantage puisqu'on en observe tantôt une (Lamantin), tantôt dix-huit (Dauphin).

Les vertèbres sacrées méritent d'attirer l'attention; en ne tenant pas compte des Cétacés et des Siréniens où il en existe une seule méritant à peine le nom de sacrée, car l'atrophie du bassin qu'elle porte ne lui laisse qu'une valeur purement nominale, leur nombre varie de deux (Kangaroo) à neuf (Tatou). Elles comprennent comme chez les Oiseaux des sacrées vraies, les deux premières auxquelles s'ajoutent en arrière des pseudo-sacrées en nombre variable. Ces pseudo-sacrées se soudent avec les vraies en un sacrum, mais ce dernier ne s'articule pas nécessairement avec l'ilion sur toute sa longueur et peut n'être réuni à lui que dans l'étendue de deux ou de trois vertèbres.

Les vertèbres caudales sont en nombre très variable et présentent aussi un développement très inégal. Tandis que l'on trouve jusqu'à trente-quatre caudales dans quelques Cétacés, il n'y en a plus que cinq chez les Singes Anthropoïdes et chez l'Homme où elles sont réduites à leur corps et à de petites apophyses latérales.

BIBLIOGRAPHIE

A. GÖTTE. *Beiträge zur vergl. Morphol. des Skelettsystems*, etc. Arch. für mikr. Anat., Bd XIV, 1877, XV, 1878, XVI, 1879. — P. ALBRECHT. *Ueber den Proatlas*, etc. Zool. Anz., Bd III, 1880. — P. MAYER. *Die unpaaren Flossen der Selachier*. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd VI, 1886. — V. V. EBNER.

Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd 97, 1888. — L. DOLLO. *Sur la morphol. des côtes.* Bull. sc. de la France et de la Belgique, T. XXIV, 1892, et XXV, 1893. — H. GADOW and Miss E.-C. ABBOTT. *On the Evolution of the vertebral column of Fishes.* Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 186, 1896. — H. GADOW. *On the Evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota.* Ibid., Vol. 187, 1896. — H. KLAATSCH. *Beiträge zur vergl. Anat. d. Wirbelsäule*, etc. Morphol. Jahrbuch, Bd XIX, 1893, Bd XX, 1893, Bd XXII, 1895. — E. GÖPPER. *Untersuchung. zur Morphol. d. Fischrippen.* Morphol. Jahrb., Bd XXIII, 1895, et id., Bd XXV, 1897. — E. GAUPP. *Die Entwickel. d. Wirbelsäule*, etc. Zoolog. Centralblatt, 1896 et 1897. — H. SCHAUINSLAND. *Die Entwick. der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.* Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Os. Hertwig, Bd III, T. 2, 1905. — S. A. USSOFF. *Vergleichend embryologische Studien des axialen Skeletts.* Entochorda. Anat. Anz., Bd 29, 1906. — LE MÊME. *Stomadaeum-Ektenchorda (das vordere Ende der Chorda)* Vergleichend embryologische Studien des axialen Skeletts. Anat. Anz., Bd 35, 1909.

§ 3. — Le crâne.

Le crâne est composé de deux parties, l'une appartient au squelette axial et enveloppe le système nerveux central, c'est le crâne proprement dit, *crâne cérébral* ou *neurocrâne* (GAUPP); l'autre dérive du squelette viscéral, c'est le *crâne viscéral* ou *splanchnocrâne* (GAUPP).

Le crâne des Sélaciens montre très nettement cette double origine, et par suite de sa constitution cartilagineuse il rappelle l'ébauche ontogénique du crâne telle qu'on la retrouve dans la majeure partie des Vertébrés.

Cette ébauche forme ce que l'on appelle le *crâne primordial* ou, à cause de sa composition histologique, le *chondrocrâne*. Le chondrocrâne a la forme d'une capsule ovoïde qui entoure l'encéphale et qui est continue, sur les côtés, avec les capsules cartilagineuses des organes des sens (oreille interne, œil, organe olfactif). Il est précédé dans le développement par un stade où le système nerveux est entouré simplement par du mésenchyme. On a souvent désigné cette capsule mésenchymateuse sous le nom de crâne primordial membraneux, mais elle répond à quelque chose de plus que le véritable crâne primordial, car elle donnera aussi le derme cutané de la tête.

Le crâne primordial est une différenciation qui se forme en grande partie aux dépens de cette capsule membraneuse, mais qui n'est pas une simple transformation cartilagineuse de celle-ci. Il commence à se former dans la base du crâne membraneux et apparaît sous la forme de deux paires de pièces distinctes : 1° les *cartilages parachordaux*; 2° les *trabécules*. Les cartilages parachordaux naissent de chaque côté de l'extrémité craniale de la chorde dorsale, puis bientôt se réunissent sur la ligne médiane en passant soit dorsalement, soit ventralement par rapport à la chorde qu'ils enveloppent, et forment ainsi une large plaque cartilagineuse, la *plaque basilaire*. En avant de celle-ci se trouve un trou de la base du crâne, la fenêtre antérieure ou *fosse hypophysaire* qui loge l'hypophyse. De chaque côté de la fosse hypophysaire s'observent les trabécules placées parallèlement à droite et à gauche de la ligne médiane et à quelque distance l'une de l'autre. A un moment donné les trabécules se soudent en arrière avec les cartilages parachordaux et se réunissent entre elles à leur extrémité rostrale de telle manière qu'il existe une base du crâne continue, sauf au niveau de la fosse hypophysaire. Dans cette base du crâne on peut distinguer une partie chordale (celle qui dérive des cartilages parachordaux et entoure la chorde), et une partie achordale ou préchordale, mais cette

distinction n'a pas toute la valeur qu'on lui a accordée à un moment donné, et doit faire place à d'autres comme on le verra plus loin.

Lorsque la base cartilagineuse du crâne est formée, ses parois latérales se constituent en majeure partie par le concours des capsules cartilagineuses des organes des sens. Chacun de ceux-ci est en effet entouré complètement (oreille interne, organe olfactif) ou incomplètement (œil) d'une capsule cartilagineuse, dont la paroi interne, en rapport avec le crâne membraneux, se confond avec lui et fournit une portion de ses parois latérales cartilagineuses. Aucune de ces capsules ne participe à la formation de la cavité crânienne proprement dite, c'est-à-dire que leur cavité propre ne s'ajoute pas à la cavité crânienne. La capsule otique forme sur les parois latérales de celle-ci un massif puissant qui est toujours tout entier compris dans la paroi crânienne. La capsule oculaire ne participe à la paroi crânienne que par son pôle interne; les capsules nasales forment, comme les capsules otiques, un massif dans les parois duquel se développent divers os entrant dans la constitution du crâne. Du cartilage se déve-

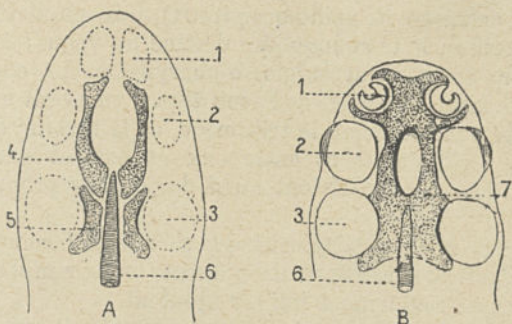


FIG. 105. — Deux stades successifs du développement du crâne primordial cartilagineux chez les Vertébrés inférieurs. (Emprunté à TOURNEUX, d'après WIEDERSHEIM.)

1, fossette olfactive; — 2, vésicule optique; — 3, vésicule auditive; — 4, trabécules; — 5, cartilages parachordaux; — 6, chorde dorsale; — 7, plaque basilaire.

loppe ensuite dans les parties membraneuses du crâne comprises dans l'intervalle des capsules, puis dans la voûte du crâne membraneux qu'il envahit dans des proportions très variables suivant les animaux, et le chondrocrâne est alors complètement formé. C'est une capsule cartilagineuse continue et insegmentée, présentant des trous seulement à sa base et sur ses côtés pour le passage des nerfs et des vaisseaux, et quelquefois aussi dans sa voûte pour le passage de certains organes spéciaux (appareil pariéto-pinéal).

Bien que le chondrocrâne ne se forme pas d'un seul jet comme on le dit quelquefois, mais d'une manière discontinue (cartilages parachordaux, trabécules, capsules sensorielles), il est cependant parfaitement un et insegmenté et l'on ne peut y reconnaître que des régions distinctes et pas de segments (GEGENBAUR). Chez tous les Gnathostomes la région chordale est divisible en deux : une région *occipitale* tout à fait caudale, et une région *otique* formée en avant de la précédente par la capsule auditive. La région préchordale comprend également une région *orbito-temporale* formée par les trabécules et la capsule de l'œil, et une région *ethmoïdale* formée par la (Cyclostomes) ou les (Gnathostomes) capsules olfactives. Chez les Cyclostomes la région occipitale manque.

Cette dernière montre chez les Gnathostomes, avant l'apparition des cartilages parachordaux, une segmentation très nette grâce à la présence de somites et de nerfs du type spinal. Cette segmentation disparaît avec la formation des cartilages parachordaux. La région occipitale a pour limite antérieure la sortie du nerf vague, c'est-à-dire sur le crâne le trou placé entre le labyrinthe et la région occipitale (trou jugulaire). On verra plus loin l'importance de ce point de repère. Les Cyclostomes manquant de région occipitale, leur crâne se termine à la capsule auditive et le nerf vague sort derrière le crâne. Le nombre des segments de la région occipitale n'est pas le même chez les différents animaux, ainsi le crâne des Amniotes a assimilé trois vertèbres encore libres dans la colonne des Amphibiens. Cette donnée sera développée ultérieurement, il suffit pour le moment de la retenir pour comprendre la composition du crâne.

Il est facile de saisir maintenant la distribution des trous qui servent au passage des nerfs craniens (Sélaciens). En allant d'arrière en avant on trouve d'abord dans la plaque occipitale trois trous destinés aux nerfs spinaux englobés dans le crâne (nerfs spino-occipitaux), puis en arrière de la capsule otique un large orifice, le trou jugulaire destiné au vague; à côté de ce dernier est un autre orifice pour le glosso-pharyngien. La capsule otique est percée d'un orifice pour le passage de l'acoustique; en avant d'elle se trouvent des trous distincts pour le facial, le trijumeau, et le moteur oculaire externe; d'autres fois ces nerfs s'unissent entre eux et sortent par une ouverture unique. En avant les autres nerfs ont aussi des orifices propres ou confondus ensemble.

Le neurocrâne ne reste cartilagineux que chez les Sélaciens, partout ailleurs il devient osseux, soit par transformation directe (os de remplacement), soit par l'intervention d'os de revêtement qui s'y ajoutent.

La connaissance de ces os chez les différents Vertébrés constitue un des problèmes les plus intéressants mais aussi les plus difficiles de l'anatomie comparée, et qui est loin d'être élucidé à l'heure actuelle.

La nomenclature adoptée par les différents auteurs n'est pas toujours comparable et il en résulte une confusion extrême. Cependant, d'une manière générale et en s'en tenant seulement aux grands traits de la question, on peut admettre pour chaque région du neurocrâne la composition suivante :

1° La région occipitale comprend principalement des os de remplacement qui sont : le basi-occipital, les pleuro-occipitaux et le supra-occipital;

2° La région otique comprend des os de remplacement et des os de revêtement. Les premiers sont : le basisphénoïde avec un alisphénoïde très variable, et les diverses pièces développées dans la capsule otique, c'est-à-dire l'épiotique qui devient un exoccipital, l'opisthotique qui forme un intercalaire, et le prootique, de beaucoup le plus important et qui donne l'os pétreux. Les os de revêtement de cette région sont le squamosal qui s'ajoute à la capsule otique et le pariétal;

3° La région temporo-orbitaire possède comme os de remplacement le présphénoïde et l'orbito-sphénoïde, comme os de membrane les frontaux, peut-être aussi les post-frontaux et le jugal;

4° La région ethmoïdale présente comme os de remplacement l'ethmoïde — divisé en plusieurs pièces chez les Poissons — comme os de revêtement les préfrontaux, les nasaux, les lacrymaux, peut-être le prémaxillaire.

Sur la face ventrale de la base du crâne existe chez les Ichthyopsidés un

os de revêtement formé par la muqueuse buccale, c'est le parasphénoïde, qui s'étend comme une attelle horizontale de l'articulation occipito-vertébrale à l'ethmoïde, et qui est accompagné au niveau de ce dernier de deux petits os de même origine, les vomers. Le parasphénoïde disparaît graduellement chez les Amniotes en se confondant avec les os profonds qu'il recouvre.

Les autres os du crâne non énumérés jusqu'ici proviennent du splanchnocrâne. Celui-ci est constitué primitivement comme le neurocrâne par du cartilage. Il dérive des arcs viscéraux et en particulier presque exclusivement du premier arc, le second ne lui fournit qu'une part insignifiante.

Chez les Sélaciens que l'on peut prendre comme point de départ le squelette du premier arc viscéral est constitué tout d'abord, comme celui des arcs suivants, par une seule pièce cartilagineuse continue et insegmentée. Mais cette pièce au lieu d'avoir une direction dorso-ventrale comme dans les autres arcs est plutôt horizontale et embrasse ainsi le bord de la bouche formé par

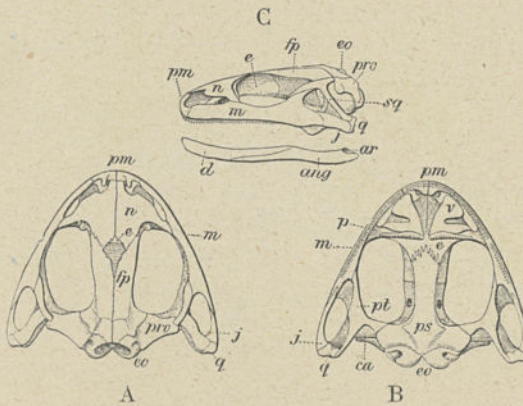


FIG. 106. — Crâne de *Discoglossus pictus*, en dessus (A), en dessous (B), et de profil (C), d'après BOULENGER.

ang., angulaire; — ar., articulaire; — ca., columella auris; — d., dentaire; — e., ethmoïde; — eo., exoccipital; — f. p., fronto-pariétal; — j., jugal; — m., maxillaire; — n., nasal; — p., palatin; — pm., prémaxillaire; — pro., prootique; — ps., parasphénoïde; — pt., ptérygoïde; — q., quadratum; — sq., squamosal; — v., vomer.

l'arc viscéral. Ce cartilage se divise bientôt en deux segments, l'un cranial, placé dans le bord correspondant de la bouche, l'autre caudal réservé au bord caudal de cette dernière. Le premier de ces segments est le cartilage *palato-carré*, le second, le cartilage mandibulaire ou de Meckel. Le cartilage de Meckel forme le squelette de la mandibule, il s'articule avec la portion la plus caudale du palato-carré, à laquelle on réserve plus spécialement le nom de *carré* (quadratum) et qui devient ainsi le suspenseur de la mandibule. Les Sélaciens gardent pendant toute la vie une disposition très voisine de cette structure primitive. Le palato-carré conserve toujours son individualité, il s'unit au-dessous du neurocrâne avec celui du côté opposé, formant ainsi à lui seul la totalité du squelette du bord cranial de la bouche, et il n'est relié au neurocrâne que par des ligaments, de telle sorte que le splanchnocrâne est toujours bien distinct. Toutefois le palato-carré ne remplit pas seul le rôle de support de la mandibule; l'arc viscéral suivant, le deuxième, intervient aussi dans ce but. Chez l'embryon le squelette de cet arc est formé à un moment donné de plu-

sieurs segments disposés les uns au-dessus des autres. Le segment dorsal, plus volumineux, s'articule en haut avec le neurocrâne et en particulier avec la région otique, et en bas, tout en se continuant avec les autres segments plus ventraux du même arc, il entre en rapport avec l'articulation de la mandibule à laquelle il fournit un nouveau point d'appui. Ce segment dorsal du deuxième arc reçoit dès lors le nom d'*hyomandibulaire* parce qu'il porte à la fois la mandibule et l'appareil hyoïdien.

Ce rapprochement des deux premiers arcs viscéraux dans leur partie dorsale et leur participation à la formation du crâne se retrouvent chez tous les Vertébrés avec des modalités très diverses, nous les examinerons plus loin, mais il faut énumérer tout d'abord les os qui appartiennent au splanchnocrâne. Ces os comme ceux du neurocrâne dérivent de deux sources : 1° de l'ossifica-

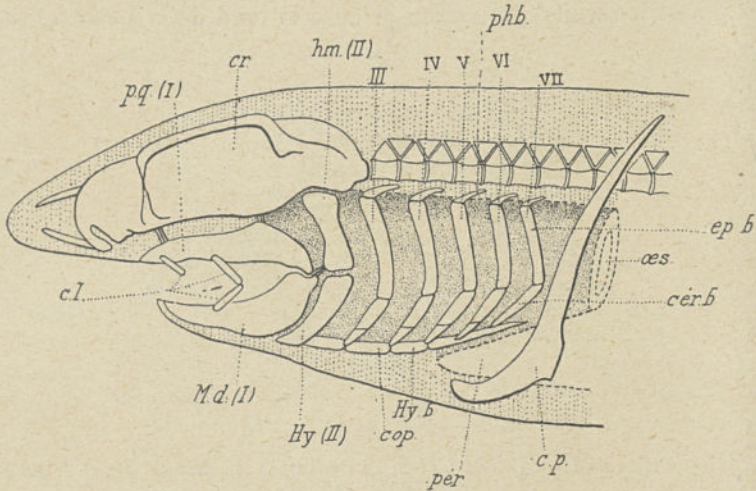


FIG. 107. — Squelette céphalique d'un Squalé.

I à VII, premier, septième arcs viscéraux; — *cér. b.*, cératobranchial; — *c. l.*, cartilages labiaux; — *cop.*, copule; — *c. p.*, ceinture pectorale; — *cr.*, crâne; — *ép. b.*, épibranchial; — *hm.*, hyomandibulaire; — *Hy. b.*, hypobranchial; — *Hy.*, arc hyoïdien; — *M. d.*, mandibule; — *œs.*, œsophage; — *pér.*, péricarde; — *p. q.*, palato-carré.

tion directe du cartilage, 2° d'ossifications dermiques. Comme ces dernières paraissent principalement déterminées par la présence de dents et que celles-ci sont développées surtout dans la région buccale, on comprend que les os dermiques jouent dans le splanchnocrâne un rôle prépondérant. Ce sont pour le premier arc : 1° dans la partie palato-carrée : les palatins qui se forment dans la portion craniale de cette pièce, puis plus en dedans et caudalement les ptérygoïdiens; les maxillaires situés en bordure externe des précédents sont aussi des os de membrane, peut-être faut-il toutefois les rattacher aux cartilages labiaux des Sélaciens? (les prémaxillaires sont des os de membranes qui appartiennent à la capsule nasale); 2° dans la partie mandibulaire : le dentaire; l'operculaire, l'angulaire, et d'autres pièces éventuellement développées (surangulaire etc.) qui forment la majeure partie de la mandibule.

Les os de remplacement du premier arc sont le carré qui se forme directement dans la partie caudale du palato-carré, et l'articulaire de la mandibule

qui naît du cartilage de Meckel, puis aussi dans la mandibule une apophyse coronoïde. La mandibule a donc primitivement une composition très complexe qu'elle garde chez les Sauropsidés.

L'hyomandibulaire est toujours un os de remplacement, mais il peut porter chez certains Poissons des os dermiques (os operculaires).

Le rôle du splanchnocrâne chez les différents Vertébrés peut être brièvement exposé comme suit. Il y a deux formes dominantes suivant que l'on a affaire aux Poissons chez lesquels il n'y a jamais d'osselets auditifs (dérivés des deux premiers arcs) ou aux Tétrapodes chez lesquels ces os existent.

Voyons d'abord la constitution du splanchnocrâne chez les Poissons. Chez certains Sélaciens où l'union du palato-carré avec le neurocrâne est purement ligamenteuse et assez lâche, l'hyomandibulaire est le seul support de l'appareil maxillaire, il est alors très puissant (suspension *hyostylique*). Chez d'autres le palato-carré s'articule directement sur le neurocrâne par des facettes qui lui assurent une certaine solidité, l'hyomandibulaire devient alors plus faible, la suspension au crâne s'établit à l'aide de deux sortes d'articulations, les unes appartenant au palato-carré, les autres à l'hyomandibulaire (suspension

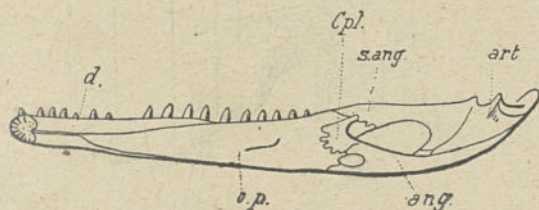


FIG. 108. — Mandibule de Crocodile, d'après GEGENBAUR.

art., articulaire; — ang., angulaire; — Cpl., complémentaire; — d., dentaire; — op., operculaire; s. ang., supra-angulaire.

amphistylique). Enfin dans d'autres cas (Holocéphales, Dipneustes) le cartilage palato-carré et même le cartilage hyomandibulaire se confondent si bien avec le neurocrâne qu'il est impossible de les en distinguer et ils forment avec lui une masse cartilagineuse continue sur laquelle s'articulent directement la mandibule et l'appareil hyoïdien (suspension *autostylique*).

Le mode autostylique est en rapport avec les fonctions de broiement ou de section d'objets durs, attribuées aux mâchoires.

Le mode hyostylique s'observe chez la plupart des Squalés, chez les Raies et chez les Téléostomes. Chez ces derniers des os nombreux remplacent le cartilage dans l'étendue du premier arc. Les ptérygoïdiens se sont divisés en plusieurs pièces pour les parois latérales de la voûte de la bouche, l'hyomandibulaire et le carré forment des os puissants, et un petit os supplémentaire, le symplectique, entre aussi dans la composition de l'articulation mandibulaire. Contrairement à ce qui se passe chez les Sélaciens les palato-carrés ne se réunissent pas entre eux sur la ligne médiane, mais l'extrémité craniale de chacun d'eux entre en rapport avec l'ethmoïde, ce qui ne permet pas d'homologuer directement les formations squelettiques du bord cranial de la bouche dans les deux cas.

La mandibule est formée d'un dentaire, d'un angulaire, d'un operculaire (os de membrane), puis d'un articulaire avec son apophyse coronoïde (os de remplacement).

Chez les Tétrapodes on peut d'une manière très générale et sans entrer dans

les détails considérer deux cas principaux suivant que la mandibule s'articule avec un os carré (Amphibiens, Sauropsidés) ou bien avec un os de revêtement de la région otique, le squamosal (Mammifères).

Dans le premier cas le cartilage palato-carré peut être plus (Amphibiens) ou moins (Sauropsidés) développé, mais il donne toujours un os carré qui supporte la mandibule et s'articule avec le neurocrâne en se plaçant cranialement et latéralement à la région otique. Cet os carré est rattaché au neurocrâne par divers prolongements qui le fixent plus ou moins solidement à lui, et il est en même temps relié au squelette de la voûte buccale par les ptérygoïdes qui s'étendent jusqu'à lui. Ces derniers, comme les palatins et les maxillaires, sont des os de membrane. La mandibule comprend comme chez les Poissons un articulaire et des os de revêtement. Le second arc paraît fournir une pièce dorsale, peut-être homologue avec l'hyomandibulaire. Cette pièce reste petite, elle entre en rapport avec une formation nouvelle de la capsule auditive, la fenêtre ovale, et ne supporte plus le reste de la chaîne hyoïdienne qui s'articule directement

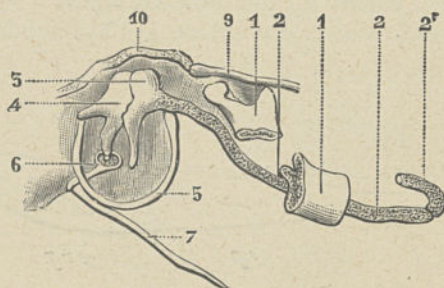


FIG. 109. — Cartilage de Meckel du côté droit, d'après TESTUT.

- 1, maxillaire inférieur; — 2, cartilage de Meckel (portion mandibulaire); — 2', cartilage du côté opposé, coupé à quelques millimètres en dehors de la symphyse; — 3, marteau (portion tympanique du cartilage de Meckel); — 4, enclume; — 5, os tympanal; — 6, étrier; — 7, arc branchial hyoïdien; — 9, apophyse zygomatique; — 10, toit du tympan.

avec le crâne. La fenêtre ovale est une ouverture pratiquée dans le cartilage qui entoure le vestibule, elle donne sur la cavité périlymphatique vestibulaire, et elle est fermée par une membrane dans l'épaisseur de laquelle se développe un osselet, l'*opercule*, qui porte une tige osseuse saillante unie avec l'os carré par un ligament, par un cartilage ou par un osselet. Cette tige peut être appelée la *columelle* en employant ce terme au sens physiologique de tige représentant la chaîne des osselets de l'ouïe, sans chercher à approfondir les homologies de ses parties constituantes dans les Amphibiens et dans les divers groupes des Sauropsidés. La columelle offre toujours un prolongement spécial qui se dirige vers la membrane du tympan. Elle est donc à la fois en rapport avec l'os carré et avec le tympan. Cette double relation permet de comprendre la seconde disposition du squelette de cette région observée chez les Mammifères.

Chez ces derniers l'hyomandibulaire forme, comme chez les autres Tétrapodes, une pièce qui occupe la fenêtre ovale et qui constitue un des osselets de l'ouïe, l'étrier. Le cartilage palato-carré n'apparaît pas comme pièce distincte, mais il est confondu avec la partie proximale du cartilage de Meckel. Les parties qui dérivent de celle-ci subissent une sorte de concentration sous la capsule auditive, de manière que les deux premières (le carré et l'articulaire)

passent dans la composition des osselets de l'ouïe, le premier formant l'enclume, l'articulaire donnant le marteau. C'est ce dernier qui, par un prolongement particulier, entre en relation avec la membrane du tympan, tandis que l'étrier se continue seulement avec l'os carré (enclume), comme il le faisait déjà chez les Tétrapodes inférieurs. La mandibule est formée d'un os unique qui répond vraisemblablement au dentaire. L'articulation de la mandibule au lieu d'être une articulation carré-articulaire est squamoso-dentaire.

Maintenant que nous avons vu la constitution générale du neuro- et du splanchnocrâne, il faut donner quelques détails sur l'évolution que présente la tête osseuse dans son ensemble.

Types craniens. — On peut distinguer d'abord d'après la manière d'être des trabécules deux types craniens bien différents, le type *platybasique* et le type *tropibasique* (GAUPP). Dans les crânes platybasiques les trabécules restent largement écartées l'une de l'autre sur toute leur longueur, elles forment la partie rostrale de la base du crâne qui par conséquent est large, et la cavité crânienne est spacieuse à ce niveau; c'est le cas des Sélaciens et des Amphibiens. Dans les crânes tropibasiques au contraire, les trabécules se rapprochent dans leur partie rostrale, et forment au-devant de la fosse hypophysaire une bande étroite qui peut même se réduire à une cloison sagittale placée entre les deux yeux. Dans ce cas la partie rostrale de la cavité crânienne peut être réduite à un canal étroit, comme chez beaucoup de Mammifères, ou même être entièrement oblitérée comme chez les Oiseaux et chez beaucoup de Téléostéens où il y a un septum interorbitaire, et alors les nerfs olfactifs traversent librement la cavité orbitaire. Chez l'Homme, à cause de l'énorme développement des lobes frontaux qui force la cavité cérébrale à s'étendre en dessus des canaux olfactifs, ceux-ci sont transformés en gouttières, les gouttières olfactives, ouvertes dorsalement et situées de chaque côté de l'apophyse cristagalli.

Le plancher du chondrocrâne présente aussi des modifications importantes en rapport d'une part avec la formation de fosses nasales distinctes s'intercalant entre lui et la cavité buccale, d'autre part avec l'angle plus ou moins grand que forme chez les Vertébrés supérieurs l'axe de la tête avec celui de la colonne. Déjà pendant la vie embryonnaire ce plancher peut présenter une évolution assez différente suivant les cas, mais qui aboutit en somme au même résultat final. Si la courbure apicale du cerveau est faible et dessinée avant l'apparition des trabécules, celles-ci conservent la direction de la plaque basilaire et le plancher du crâne est horizontal dans toute sa longueur (Cyclostomes), mais si au contraire (Sélaciens) cette courbure est très prononcée et formée avant les trabécules, celles-ci en subissent l'influence, elles deviennent verticales et la base du crâne est coudée à angle droit au niveau du trou hypophysaire. Mais cette courbure s'efface par la suite, le cerveau antérieur est pour ainsi dire relevé par la courbure compensatrice de la moelle allongée, et les trabécules suivant ce mouvement, se placent dans le prolongement de la plaque basale. Après cette égalisation secondaire du plancher du crâne primordial qui ramène ce dernier à l'état plan, interviennent les deux facteurs modifiants signalés plus haut. Voyons d'abord ce qui a trait à la formation des fosses nasales.

A partir des Reptiles le plancher du chondrocrâne ne garde plus sur toute sa longueur une direction horizontale et il se plie, non pas comme chez les embryons précédemment décrits, au niveau de la fosse hypophysaire, mais en

avant, à l'extrémité antérieure de la région orbito-temporale. La région ethmoïdale en effet, au lieu de rester dans l'axe du plancher du crâne primordial, se dirige en bas et du côté caudal de façon à se placer un peu en-dessous de ce plancher et à faire avec lui un angle ouvert ventralement et en arrière. Cette disposition est en rapport avec la formation d'une face proprement dite et avec la présence chez l'embryon d'un bourgeon frontal ou fronto-nasal bien développé. Elle est encore peu marquée chez les Reptiles et chez les Oiseaux, mais elle s'accroît beaucoup chez les Mammifères.

Il faut suivre cette évolution des capsules olfactives à partir des Poissons. Chez ces derniers elles sont placées, comme on l'a vu, à l'extrémité du crâne primordial dont elles continuent la direction et possèdent chacune un seul orifice, l'orifice externe qui s'ouvre sur la peau, soit à la face dorsale (Téléostéens), soit à la face ventrale (Sélaciens) de l'extrémité céphalique. Elles n'ont aucune communication avec la cavité buccale. Chez les Amphibiens il se fait une communication avec cette dernière, et cet orifice (orifice interne des fosses nasales) s'ouvre immédiatement en arrière du bord antérieur du squelette buccal, en dehors du vomer. L'axe des cavités nasales est vertical, c'est-à-dire perpendiculaire à la base du crâne.

A partir des Reptiles l'orifice interne des fosses nasales est tourné caudalement et les capsules nasales tendent à former à l'extrémité rostrale de la tête un canal horizontal ou plutôt deux canaux, les fosses nasales, placées en dessous de la région ethmoïdale. Ces canaux à peine indiqués chez les Sauriens sont au contraire fort développés chez les Crocodiles actuels; chacun d'eux est limité comme suit : en dedans par le vomer qui devient un os médian, en forme de cloison continue avec la portion médiane de l'ethmoïde, en dehors par les maxillaires, ventralement par les palatins qui se sont réunis l'un à l'autre sur la ligne médiane et que continuent en arrière les ptérygoïdiens également réunis entre eux. Ces os forment maintenant la voûte buccale qui avait été constituée jusqu'alors par la base du crâne et en particulier par le parasphénoïde.

La base du crâne se modifie aussi corrélativement à l'inclinaison de la tête sur le tronc. Chez les Poissons et les Amphibiens où cette inclinaison est nulle, l'axe de la tête continuant directement celui de la colonne, la base du crâne reste absolument horizontale. Le trou occipital est alors dans un plan transversal perpendiculaire à l'axe du corps et il est situé à l'extrémité caudale du crâne. Il en est encore de même chez la plupart des Reptiles. Mais à mesure que la direction du crâne diverge plus ou moins d'avec celle de la colonne le trou occipital ne coïncide plus avec l'extrémité caudale du crâne, mais il passe plus ou moins à la face ventrale de ce dernier. La base du crâne perd sa direction horizontale, devient plus ou moins oblique du ventre au dos et dans la direction caudocraniale, et comme elle s'est considérablement élargie pour suivre l'augmentation de volume du cerveau, elle présente une surface fort irrégulière, modelée en grande partie par l'action de la pesanteur et qui offre son maximum de complication chez l'Homme où elle est divisée en trois étages : antérieur, moyen et postérieur.

Articulation cranio-vertébrale. — Chez les Poissons le crâne se termine en arrière par une surface semblable à la face articulaire d'un corps de vertèbre du même animal. Cette surface se réunit d'habitude à la colonne par un ligament intervertébral et il n'y a pas d'articulation véritable. Cependant chez certains Poissons il y a une articulation avec cavité articulaire (Raies).

A partir des Amphibiens on observe toujours une articulation qui se fait soit avec la première vertèbre cervicale seulement (Amphibiens), soit avec les deux premières (Amniotes). Dans le premier cas la première vertèbre, qui a reçu à tort le nom d'atlas, offre deux facettes latérales qui s'articulent avec les deux condyles de l'occipital et une petite apophyse médiane que l'on a appelée odontoïde. Ces dénominations ne peuvent pas être maintenues. On sait en effet que la première vertèbre cervicale des Amphibiens n'est point homologue à l'atlas des Amniotes car elle est englobée dans le crâne chez ces derniers, il faut donc abandonner pour elle le nom d'atlas et appeler avec SAGEMEHL et GAUPP tubercule interglénoidien sa prétendue apophyse odontoïde.

Chez tous les Amniotes les deux premières vertèbres cervicales sont homologues et contribuent toutes deux à l'articulation cranio-vertébrale. La première a reçu le nom d'atlas, la seconde celui d'axis, cette dernière, par son apophyse odontoïde, forme la partie médiane de la surface articulaire de la colonne (Sauropsidés) ou un pivot sur lequel tourne l'atlas (Mammifères). On a vu à propos de la colonne vertébrale la constitution de ces deux vertèbres et les homologues de leurs parties. L'articulation se fait tantôt par un seul (Sauropsidés), tantôt par deux condyles (Mammifères). On avait à un moment donné attaché beaucoup d'importance à cette dernière disposition dans laquelle on voyait un indice de parenté entre Amphibiens et Mammifères. Mais la différence de constitution des premières cervicales dans les deux cas montre bien qu'il ne peut s'agir d'une liaison directe entre ces deux formes. Du reste l'ontogenèse permet de relier aisément ces deux dispositions opposées de l'articulation cranio-vertébrale. Elle montre que chez l'embryon l'union du crâne avec la colonne se fait suivant quatre points ou se laisse décomposer en quatre parties : deux latérales et deux médianes. Ces dernières sont disposées l'une au-dessus de l'autre dorso-ventralement : la dorsale est représentée par la dent de l'axis et son ligament apical qui la relie à l'occipital, c'est la liaison chordale ou axiale ; la ventrale est constituée par des ligaments tendus entre les bords ventraux de l'occipital et de l'atlas. Les unions latérales sont assez écartées des médianes et sont placées tout à fait latéralement sur la circonférence du trou occipital. Lorsqu'il y a deux condyles, ils répondent aux articulations latérales qui se développent seules, l'apophyse odontoïde ne touchant point l'occipital et servant simplement d'axe de rotation à l'atlas ; lorsqu'il y en a un seul, il se forme au niveau des attaches médianes qui se développent exclusivement, la dent de l'axis touche le condyle. Chez les Reptiles où le condyle unique est composé en réalité de trois parties, une médiane et deux latérales, on peut voir dans certains fossiles les parties latérales développées seules former deux condyles latéraux semblables à ceux des Mammifères (voy. p. 631).

Accroissement de la cavité cérébrale. — L'augmentation de volume de l'encéphale a entraîné un accroissement progressif de la cavité cérébrale qui s'est étendue aux dépens de parties situées d'abord en dehors d'elle. On a vu qu'au-dessus des Cyclostomes il y a d'abord l'augmentation apportée par l'englobement dans le crâne d'une partie de la colonne ; mais ce n'est pas tout, l'encéphale déborde de toutes parts ses anciennes limites, et pour permettre cet accroissement des rapports essentiels sont modifiés. Les capsules auditives qui formaient d'abord les parois latérales du crâne primordial sont comme renversées en dehors et passent ainsi dans la base du crâne, suivies dans ce mouvement par les autres parties de ces parois latérales (région occipitale, et tem-

poro-orbitaire), et dans les crânes de Mammifères la région ethmoïdale est aussi débordée par le développement des hémisphères. Aussi la cavité cérébrale n'est-elle pas partout une formation identique et d'égale valeur, mais bien une quantité ayant reçu des augmentations variées et inégales suivant les cas (WIEDERSHEIM).

L'augmentation de la cavité cérébrale suit naturellement une marche progressive des Poissons à l'Homme. Si chez les Ichthyopsidés et chez les Reptiles on compare cette cavité avec la totalité de la tête osseuse, on est surpris de voir combien elle est petite par rapport à celle-ci, et son faible volume est particulièrement frappant chez les plus grandes espèces où il contraste étrangement avec l'énorme développement de la tête. Chez les Vertébrés inférieurs, c'est donc le splanchnocrâne qui l'emporte de beaucoup en volume sur le neurocrâne, tandis que c'est le contraire chez l'Homme. Mais le rapport qui existe entre ces deux parties ne se modifie pas forcément au profit du neurocrâne à mesure que l'on s'adresse à des espèces appartenant à une classe plus élevée. Ainsi chez certains Mammifères de l'Éocène (*Dinoceras*) le cerveau était excessivement petit tandis que la tête osseuse avait un développement énorme et la cavité cérébrale n'était guère plus grande par rapport à l'ensemble que chez un Téléostéen par exemple. Il est vrai que ceci se rencontre seulement chez des Mammifères anciens; chez tous les actuels où le cerveau a subi une évolution progressive très marquée on n'observe plus de semblables rapports.

Arcs temporaux et fosses temporales. — Il faut maintenant examiner d'un peu plus près la région postéro-latérale ou région temporale du crâne, dont la constitution varie beaucoup et fournit des données très importantes pour la classification, surtout à propos des espèces fossiles. Dans cette région, chez les Amphibiens paléozoïques le squamosal est contigu sur toute sa longueur avec le pariétal et forme au-dessus des muscles temporaux une voûte ouverte en arrière seulement. Cette disposition, qui a fait donner aux crânes qui la présentent le nom de Stégocéphales (στεγόκεφαλος, voûte), s'observe aussi chez quelques Reptiles anciens de la sous-classe des Théromorphes (*Pareiasaurus*, *Elginia*), mais chez tous les autres Reptiles le squamosal s'écarte du pariétal auquel il ne reste uni que par sa partie postérieure. Il se forme dès lors une fosse temporale ouverte en dessus, la fosse temporale supérieure, limitée en dedans par le pariétal, en dehors par un complexe osseux comprenant tous les os de la région et qui constitue une sorte d'arc temporal primordial d'où dériveront les arcs temporaux différents des divers Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères. L'arc temporal primordial unique se rencontre chez les Théromorphes, les Plésiosauriens, les Ichthyosauriens et les Chéloniens. Il forme tantôt comme une muraille verticale entre le bord postérieur de l'orbite, la fosse temporale supérieure et l'os carré (Ichthyosauriens), tantôt une arcade semblable à l'arcade zygomatique des Mammifères mais plus compliquée, présentant plusieurs os et dans laquelle apparaît chez certains animaux (*Cynognathus*) une fente horizontale, première indication de la fosse temporale latérale et de la division en deux de l'arc primordial. Ce dédoublement s'opère chez les Rhynchocéphales, les Crocodiliens, les Dinosauriens et les Ptérosaouriens où il existe dès lors un arc temporal supérieur ou *squamosal* formé par le squamosal, le supra-temporal, le post-frontal et le post-orbitaire, et un arc temporal inférieur ou *jugal* constitué par le quadrato-jugal et le jugal. Entre les deux arcs se trouve la fosse temporale latérale. Dans la sous-classe des Sauriens l'arc temporal infé-

rieur disparaît toujours, mais dans cette même sous-classe l'arc supérieur persiste chez les Autosauriens et les Pythonomorphes, tandis qu'il disparaît chez les Ophidiens. Chez les Oiseaux l'arc squamosal manque toujours et il ne reste que l'arc inférieur relié au carré. C'est le contraire chez les Mammifères où l'arc

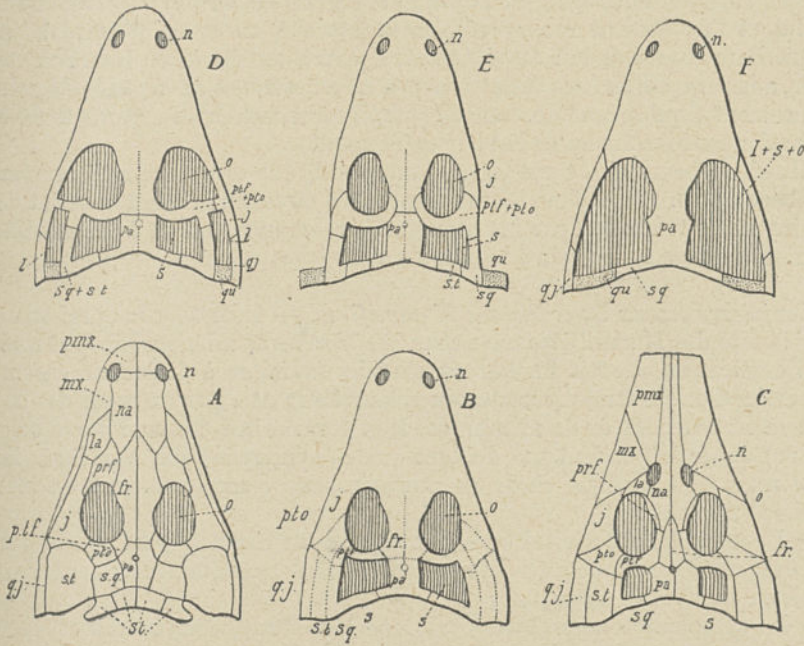


FIG. 110. — Diagrammes montrant la voûte du crâne et la région temporale chez différents Vertébrés, d'après A. SM. WOODWARD.

A, premier type, voûte continue (Stégocéphales, *Mastodonsaurus giganteus*) ; — B, C, deuxième type, une seule fosse temporale, la supérieure, un seul arc (arc primordial) ; — B, type généralisé des Théromorphes et des Plésiosaures, passant avec des modifications insensibles à celui des Chéloniens (les lignes ponctuées indiquent la variation dans la fusion des pièces de l'arc primordial) ; — C, Ichthyosaures ; — D, troisième type, deux fosses temporales, deux arcs temporaux (Rhynchocéphales, Dinosauriens, Crocodiliens, Ptérosaures) ; — E, quatrième type, absence de l'arc temporal inférieur (Autosauriens) ; — F, cinquième type, absence de l'arc temporal supérieur (Oiseaux) ; — fr., frontal ; — j., jugal ; — l., fosse temporale latérale ; — la., lacrymal ; — mx., maxillaire ; — n., orifice nasal ; — o., orbite ; — pa., pariétal ; — pmx., prémaxillaire ; — prf., préfrontal ; — ptf., post-frontal ; — pto., post-orbitaire ; — q. j., quadrato-jugal ; — s., fosse temporale supérieure ; — st., supra-temporal et prosquamosal ; — sq., squamosal. — Les cavités sont indiquées par les hachures verticales, les os de cartilage par un pointillé.

supérieur ou squamosal persiste seul (le carré étant passé dans les osselets de l'ouïe). Enfin il existe des cas où les arcs temporaux disparaissent entièrement, la fosse temporale est libre ou nue (Ophidiens, certains Mammifères).

En rapport avec les diverses dispositions de la région temporale, les connexions de l'os carré présentent chez les Sauropsidés des modifications impor-

tantes. Cet os est généralement relié à la capsule cérébrale en trois points : 1° il est rattaché au pariétal par le squamosal seul ou accompagné du supra-temporal; 2° il est relié à la base du crâne par les ptérygoïdes; 3° il est en rapport avec les parties postéro-externes de la face (orbite et os jugal) par l'arc ou les arcs temporaux. Lorsque l'os jugal existe, l'os carré est toujours très solidement fixé dans le squelette cranien, qu'il y ait un seul arc ou qu'il y en ait deux. Lorsque l'arc inférieur manque l'extrémité distale du carré n'est plus soutenue par lui et l'os devient moins solidement attaché au crâne (Lézards), enfin lorsque l'arc supérieur fait aussi défaut, le carré, mobile à son insertion supérieure, a la forme d'un long stylet très peu lié au crâne et susceptible de grands déplacements, qui, avec l'absence de symphyse mandibulaire, permettent une ampliation extraordinaire de la bouche (Serpents).

Chez les Oiseaux l'os carré légèrement mobile sur son extrémité proximale peut basculer en avant dans les mouvements d'ouverture de la bouche et dans certains cas il transmet, par les ptérygoïdiens, ce mouvement à la mandibule supérieure qui se trouve ainsi relevée.

Complexes osseux du crâne des Mammifères. — Pour les comparaisons des os de la tête des Mammifères avec ceux des Vertébrés inférieurs il faut retenir que l'ossification aboutit finalement chez les premiers à fusionner ensemble des parties d'origine très diverse et de valeur différente, par exemple des os de revêtement avec des os de membrane. Il se forme ainsi des complexes osseux (GAUPP) qui ne répondent pas du tout aux os synonymes des Vertébrés inférieurs mais sont quelque chose de nouveau. Ces complexes sont en allant d'arrière en avant :

1° Le complexe occipital comprenant des os cartilagineux (basi-pleuro- et supra-occipitaux) avec un os de revêtement, l'interpariétal, qui forme la partie supérieure de l'écaille occipitale;

2° Le complexe temporal qui comprend le pétreux, dérivé du cartilage de la capsule auditive, le squamosal et l'os tympanique qui sont des os de revêtement, l'apophyse styloïde qui est dérivée de la partie proximale du deuxième arc viscéral fusionnée avec la capsule auditive;

3° Le complexe sphénoïdal comprenant sur la ligne médiane en allant d'arrière en avant le basi- et le présphénoïde (soudés en un seul chez l'Homme), sur les côtés les grandes ailes et les petites ailes, ventralement les ptérygoïdes. Ces derniers n'ont probablement rien de commun avec les ptérygoïdes des Vertébrés inférieurs toujours en rapport avec l'os carré, contrairement à ceux des Mammifères;

4° L'ethmoïde, plus simple, et dérivant directement de l'ossification des parties médiales et latérales des capsules nasales.

A ces complexes s'ajoutent des os de revêtement comme les pariétaux, les frontaux, les lacrymaux, les nasaux. Le vomer naît du bord ventral du septum des fosses nasales. Le maxillaire et l'incisif pour lequel on n'est pas bien fixé paraissent être des os de revêtement nés au pourtour de la capsule nasale, ils ne sont donc pas exactement comparables à ceux des Téléostéens. Le zygomatic et le palatin sont des os de revêtement, les ptérygoïdes de même, et le palato-carré, qui chez les Reptiles contribuait encore à leur formation en leur servant de point d'appui, n'y a plus aucune part car il ne s'étend pas jusqu'à eux, de sorte qu'il est impossible d'homologuer les ptérygoïdiens des Mammifères avec ceux des Reptiles et encore moins avec ceux des Téléostéens.

Enfin le splanchnocrâne présente aussi chez les Mammifères des dispositions spéciales. Chez tous les autres Vertébrés le premier arc se divise en un palato-carré qui se place sur le côté du neurocrâne et un cartilage de Meckel articulé avec le précédent. Chez les Mammifères le palato-carré ne se sépare pas du cartilage de Meckel et forme avec lui une seule tige rectiligne. La partie proximale de cette tige passe dans la chaîne des osselets de l'ouïe et se divise en deux segments dont le proximal forme l'enclume qui équivaut à l'os carré, tandis que le suivant qui répond à l'articulaire des Vertébrés ovipares devient le marteau. Le reste du cartilage de Meckel fournit un point d'appui à l'ossification du dentaire qui représente seul la mandibule et qui par une exception unique chez les Vertébrés s'articule directement avec le squamosal, comme on l'a vu plus haut.

BIBLIOGRAPHIE

- E. GAUPP. *Die Entwick. de Kopfskeletts* in Handb. verg. u. exp. Entw. Lehre O. Hertwig's, Bd III. T. 2, 1905. — K. BARDELEBEN. *Der Unterkiefer der Säugetiere, besonders des Menschen*. Anat. Anz., Bd XXVI, 1905. — A. FRORIEP. *Die occipitalen Urvirbel der Amnioten im Vergleich mit denen der Selachier*. Verh. Anat. Gesellschaft. Genf., 1905. — E. GAUPP. *Die Nicht-Homologie des Unterkiefers in der Wirbeltierreihe*. Verhandl. Anat. Ges. Genf., 1905. — LE MÊME. *Ueber allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelett der Wirbeltiere*. Verh. Anat. Ges. Rostock, 1906. — P.-W. THYNG. *Squamosal Bone in Tetrapodous Vertebrates*. Tufts College Studies. Scientific. Ser. Vol. 2, 1906. — H. FUCHS. *Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen*, etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat., Abt. Suppl., 1906. — A. SOULIÉ et E. BARDIER. *Recherches sur le développement du larynx chez l'Homme*. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1907. — A. HERPIN. *Evolution de l'os maxillaire inférieur*. Thèse de Paris, 1907. — J. SCHAFER. *Zur Histologie, Histogenese und phylogenetischen Bedeutung der Epiglottis*. Anat. Hefte. Abt. 1., H. 101 (Bd 33, H. 3), 1907. — K. BARDELEBEN. *Zur vergleichenden Anatomie, besonders Paläontologie des Unterkiefers der Wirbeltiere*. Anat. Gesellsch. Würzburg, 1907. — A.-F. FRANZMANN. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Kehlkopfes der Säugetiere*. Bonn, Georgi, 1907. — A. FLEISCHMANN. *Das Kopfskelett der Amnioten*. Morphogenetische Studien. 3 Forts. Morphol. Jahrb., Bd 37, 1907. — E. GAUPP. *Ueber Entwickel. und Bau... von Echidna aculeata*. Deux mémoires. Semon's Zoolog. Forsch. in Australien, Bd 3. Th. 2 et Denksch. d. Med. naturwiss. Gesellschaft. zu Iena, Bd 6, 1908. — H. FUCHS. *Untersuch. über Ontogenie und Phylogenie d. Gaumenbild.*, etc. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd 10 et 11, 1907 et 1908. — G. VITALI. *Anatomia e sviluppo della mandibola*, etc. Archivio di Anat. ed Embriologia. Vol. 7, Fasc. 1, 2, 3, 1908-1909. — LE MÊME. *L'articolazione mandibolare negli Anfibi, nei Rettili e negli Uccelli*. Anat. Anz., Bd 34, 1909. — H. FUCHS. *Ueber die Entwicklung einiger Deckknochen*, etc. Verh. Anat. Gesells., 1909. — LE MÊME. *Betrachtungen über die Schlafengegend am Schädel der Quadrupeda*. 25 fig. Anat. Anz. Bd 35, 1909.

§ 4. — Signification morphologique du crâne, théorie vertébrale.

Quels sont les rapports morphologiques du crâne avec le squelette axial?

Le crâne est-il formé de vertèbres confluentes, ou bien est-il une formation de nature particulière et indépendante?

Cette question est une des plus anciennes de l'anatomie comparée et elle avait déjà reçu de très bonne heure un commencement de solution. GÆTHER et OKEN examinant des crânes de Mammifères étaient arrivés indépendamment l'un de l'autre à cette conception que le crâne est formé d'un certain nombre de vertèbres. GÆTHER en admettait six, OKEN trois, puis quatre, et c'est à ce dernier nombre que se rattachèrent la plupart des anatomistes. En effet, malgré les critiques de CUVIER et de ses élèves, la théorie vertébrale du crâne fut généralement adoptée. RICHARD OWEN consacra de longs travaux à sa démonstration

et l'on admit couramment avec lui l'existence de quatre vertèbres craniennes ainsi composées :

1° La *vertèbre occipitale* dont le corps était représenté par le basioccipital, les lames ou neurapophyses par les portions condyliennes (occipitaux latéraux), l'apophyse épineuse ou neurépine par l'occipital supérieur ou interpariétal ;

2° La *vertèbre pariétale* avec le sphénoïde postérieur (basisphénoïde) pour centre, les grandes ailes du sphénoïde (alisphénoïdes), pour lames, les pariétaux pour neurépines ;

3° La *vertèbre frontale* : centre = sphénoïde antérieur (présphénoïde), lames = petites ailes du sphénoïde ou ailes orbitaires (orbitosphénoïdes), neurépine = frontal ;

4° La *vertèbre nasale* : centre = vomer, lames = ethmoïde (Mammifères) ou préfrontaux (Poissons), neurépine = os nasaux.

Telle est, résumée, la conception que se faisait OWEN de la composition vertébrale du crâne. Il ajoutait beaucoup de détails et cherchait à retrouver, dans le crâne même ou dans les parties voisines, tous les éléments constitutifs de la vertèbre type qu'il avait imaginée. C'est ainsi qu'il rattachait l'omoplate, le coracoïde et l'épisternum à la vertèbre occipitale, le corps de l'hyoïde à la vertèbre pariétale. Mais cette recherche jusque dans le crâne de l'archétype vertébral établi par OWEN sur des arguments étranges qui faisaient comparer par HERBERT SPENCER à un commentaire de l'Apocalypse les leçons de l'illustre naturaliste anglais consacrées à ce sujet, n'a plus aujourd'hui qu'un intérêt historique, pour lequel je renvoie à H. MILNE EDWARDS, T. X, où se trouvent à la fois un résumé substantiel et toutes les sources bibliographiques désirables.

Dès 1859 HUXLEY fit remarquer que l'anatomie comparée du crâne était peu en faveur de sa composition vertébrale. C'était chez les animaux les plus élevés, les Mammifères, que les vertèbres craniennes étaient les plus faciles à distinguer et à identifier. Chez les Poissons, bien plus primitifs, on avait au contraire des difficultés considérables à ramener le crâne à une chaîne de vertèbres. D'ailleurs les ébauches des régions cranienne et spinale du tronc se ressemblent surtout dans les premiers stades du développement, mais elles divergent ensuite considérablement. Dans le tronc il apparaît une segmentation, dans le crâne, au contraire, celle-ci manque entièrement tout d'abord (Cyclostomes, Sélaciens) et n'apparaît que très secondairement, avec l'ossification. Cette segmentation secondaire du crâne n'a rien à faire avec des vertèbres et le crâne n'est pas une chaîne de vertèbres.

GEGENBAUR reprit la question et fit remarquer que si l'ébauche cartilagineuse du crâne est insegmentée (Cyclostomes, Sélaciens), on peut cependant trouver dans la région céphalique des parties segmentaires, ce sont les arcs viscéraux. Ces derniers répondent aux côtes, ils représentent donc les arcs inférieurs de segments vertébraux dont les arcs supérieurs doivent être cherchés dans le crâne. Dans ce dernier on peut distinguer deux parties : l'une qui renferme la partie antérieure de la corde dorsale, l'autre située en avant de la corde. La partie chordale correspond certainement à la colonne car les nerfs craniens ont dans son étendue une disposition comparable à celle des nerfs spinaux. En effet le vague avec ses racines ventrales (Sélaciens) représente cinq paires de nerfs spinaux, le glosso-pharyngien et l'acoustico-facial répondent chacun à une paire, le trijumeau et les moteurs oculaires à deux paires. Cette partie chordale ou mieux vertébrale du crâne équivaut donc en réalité à neuf segments vertébraux. La partie préchordale ne renferme que deux nerfs,

l'olfactif et l'optique qui n'ont aucun rapport avec les nerfs spinaux; elle ne fut jamais segmentée et n'a rien à faire avec la colonne, c'est une sorte de bourgeon de cartilages olfactifs. La partie vertébrale du crâne est la plus ancienne, elle résulte de la concrescence de vertèbres causée par une série de causes entre lesquelles il faut citer : la nécessité d'un point d'appui solide pour la musculature des arcs viscéraux puissants (mâchoires), la présence des organes des sens supérieurs entraînant une réduction de la mobilité de cette partie et de ses muscles, enfin la résistance que le crâne offre pour les mouvements de locomotion.

Cette théorie de GEGENBAUR était un rajeunissement de la théorie vertébrale du crâne qu'elle présentait sous une forme plus concordante avec l'état présent de l'anatomie comparée. Elle offrait en outre un intérêt puissant parce que, pour résoudre la question de la composition morphologique du crâne, elle faisait appel pour la première fois, non pas aux os seulement, pièces tardives dans l'évolution et affectées par une série de conditions secondaires, mais aux autres éléments du métamère, en particulier aux nerfs beaucoup plus primitifs et beaucoup plus stables.

Les recherches ontogéniques furent ensuite mises à contribution pour la solution du problème craniologique. Après la première découverte de somites céphaliques faite par BALFOUR vinrent d'autres travaux confirmatifs. Ceux de VAN WIJHE qui décrivit neuf somites céphaliques chez les Sélaciens eurent d'autant plus de retentissement qu'ils apportaient en quelque sorte la confirmation des vues de GEGENBAUR, puisque les neuf vertèbres céphaliques admises par ce dernier étaient retrouvées dans le cours du développement. Malheureusement ce nombre ne fut pas retrouvé par les autres chercheurs qui décrivent plus (DOHRN, J. PLATT, KILLIAN et FRORIEP) ou moins de somites céphaliques (RABL) et ces contradictions apportèrent pour un certain temps beaucoup de doutes et d'obscurité dans le problème de la constitution du crâne.

Mais bientôt l'introduction dans la question d'autres données que le nombre seul des somites céphaliques présents chez l'embryon vint ouvrir une voie nouvelle pour la solution des difficultés pendantes.

FRORIEP montra que chez les Oiseaux et les Mammifères la région occipitale se comporte embryonnairement comme la partie la plus antérieure de la colonne et offre les mêmes apparences dans les ébauches des protovertèbres, des arcs vertébraux et des nerfs; il y a en effet trois myotomes et trois nerfs qui forment plus tard l'hypoglosse, tandis qu'en avant du vague il n'y a rien de comparable à une segmentation. Il en conclut qu'il fallait distinguer dans le crâne deux parties, une antérieure ou *cérébrale*, et une partie postérieure ou *spinale*. La limite entre les deux est formée par le trou du vague. Il est peu probable que la partie cérébrale ait été segmentée, la segmentation indiquée par les nerfs de la région correspondante tient peut-être à ce qu'ils sont destinés à des arcs indépendants et sériés.

Il faut retenir surtout de ces données de FRORIEP deux choses : 1^o la séparation très nette du crâne en deux parties, l'une allant du bout du rostre jusqu'en arrière du vague, l'autre étendue de ce point jusqu'au trou occipital, et 2^o le fait que cette dernière seule naît d'une transformation de la portion antérieure de la colonne, progressant dans le sens caudal. FRORIEP admet aussi que la limite indiquée par le trou du vague est une limite pour tout l'organisme, un plan de séparation en deux parties d'une nature différente; elle indique en effet le point de départ de la colonne et des nerfs spinaux d'un côté, de l'appareil

branchial et des nerfs cérébraux de l'autre. Les vues de FRORIEP reçurent bientôt l'appui de FÜRBRINGER qui, en les combinant avec ses recherches sur l'anatomie comparée des nerfs craniens en tira une théorie complète de la nature du crâne.

FÜRBRINGER admet la division du crâne créée par FRORIEP et déterminée par un plan passant en arrière du vague. Il appelle *paléocrâne* la partie située en avant de ce dernier et *néocrâne* celle placée en arrière. Cette nomenclature se justifie parce que la partie antérieure est vraisemblablement la première, la plus ancienne, tandis que la postérieure est formée par de nouveaux segments qui se sont postérieurement ajoutés à l'ancienne. En effet on trouve encore des Vertébrés qui ont un crâne limité à cette partie antérieure, ce sont les Cyclostomes dont le crâne finit à la capsule auditive, au trou du vague et par suite manque de région occipitale. Quant au néocrâne il résulte du processus d'assimilation de la colonne qui a été démontré pour la première fois par STÖHR, puis ensuite par FRORIEP et par d'autres. La grandeur de cette assimilation, c'est-à-dire le nombre des segments captés, est très variable chez les Vertébrés inférieurs.

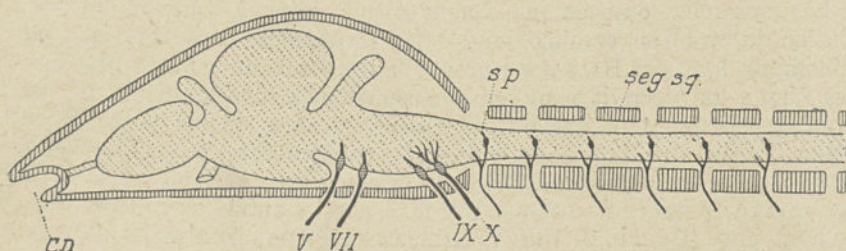


FIG. 111. — *Paléocrâne*, schéma construit d'après les données de FÜRBRINGER.

V, VII, IX, X, paires crâniennes correspondantes aux numéros; — c. n., cavité nasale; — seg. sq., segment squelettique; — sp., première paire spinale. Cette paire dans cette figure et les suivantes est située entre le crâne et la colonne et répondrait au nerf proatlantique.

De plus cette assimilation ne s'est pas effectuée en une fois, mais en plusieurs étapes. La première étape a donné les *crânes protométamères*, les suivantes ont formé les *crânes auximétamères* et il y a parmi ces derniers de grandes différences.

Les crânes protométamères se rencontrent chez les Sélaciens et les Amphibiens, les auximétamères chez les Holocéphales, les Ganoïdes, les Téléostéens et les Amniotes. Comme base pour l'établissement de ces catégories, FÜRBRINGER ne prend pas l'ontogénie qui du reste pour nombre d'animaux est encore inaccessible, leurs embryons échappant aux recherches, mais il s'appuie sur la disposition des nerfs qui suivent le vague. Ces nerfs qui ont été secondairement incorporés au crâne étaient construits sur le modèle des paires spinales, ce sont les nerfs *spino-occipitaux*. Mais, comme il y a deux étapes principales ou deux processus différents d'assimilation de la colonne, il y a aussi deux sortes de nerfs à distinguer dans les nerfs spino-occipitaux : 1° ceux qui caractérisent le crâne protométamère (première assimilation), ce sont les nerfs *occipitaux*; 2° ceux qui se sont formés avec le crâne auximétamère ce sont les *occipito-spinaux*. Les différences que l'on observe dans le nombre total de ces nerfs tiennent, d'une part, à ce que dans les diverses formes l'assimilation est plus ou moins grande et, par suite, l'articulation cranio-vertébrale est située à des

endroits différents, d'autre part à ce qu'il y a eu disparition de métamères entiers avec leurs nerfs à la limite du paléo- et du néocrâne. FÜRBRINGER numérote les nerfs occipitaux avec les dernières lettres de l'alphabet allemand, les occipito-

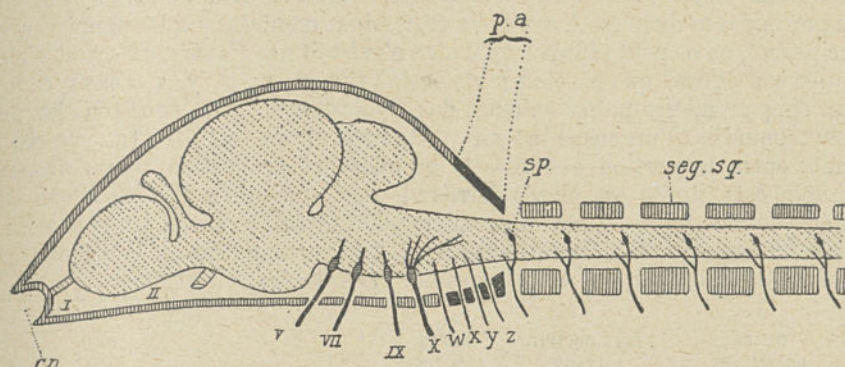


FIG. 112. — Néocrâne protométamère (schématique).

I à X, les paires craniennes correspondantes; — c. n., cavité nasale; — p. a., partie nouvelle annexée au paléocrâne; — sp., première paire spinale; — seg. sq., segment squelettique; — w, x, y, z, nerfs spino-occipitaux.

spinaux avec les premières, ainsi le dernier occipital est z, le premier occipito-spinal a. Avec cette nomenclature on peut exprimer aisément les relations observées.

Le crâne des Cyclostomes est un paléocrâne, cependant il y a entre les premiers nerfs spinaux qui le suivent chez les Myxinoïdes et chez *Petrômyzon*, cer-

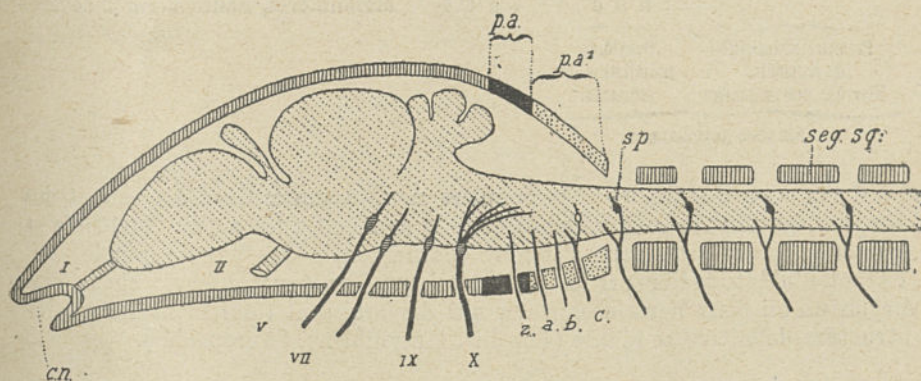


FIG. 113. — Néocrâne auximétamère (schématique).

I à X, paires craniennes; — c. n., cavité nasale; — p. a., partie annexée; — p. a', seconde partie annexée; — seg. sq., segment squelettique; — sp., première paire spinale; — z., dernier nerf spino-occipital; — a. b. c., nerfs occipitaux, le dernier avec un ganglion et une racine dorsale transitoires.

taines différences qui font se demander jusqu'à quel point on peut le considérer comme la forme primitive réelle du paléocrâne.

Les Sélaciens et les Amphibiens ont un crâne protométamère, et par con-

séquent l'articulation cranio-vertébrale est chez eux dans un point correspondant, mais déjà il y a eu des disparitions d'un nombre plus ou moins considérable de métamères. Ainsi dans le groupe des Sélaciens le nombre des nerfs occipitaux peut varier de zéro à cinq paires. Chez les Amphibiens ils ont tous ou presque tous disparu. A cause des régressions montrées par les premiers nerfs occipitaux, on ne peut affirmer qu'il n'en n'existait pas d'autres en avant d'eux, et par conséquent que les cinq nerfs occipitaux, v, w, x, y, z, correspondent aux cinq premières paires spinales des Cyclostomes. Mais pour tous les animaux pourvus d'un néocrâne on peut fixer d'une manière très précise la limite entre la portion assimilée la première et la portion secondairement ajoutée, cette limite est placée derrière le nerf occipital z. On peut donc considérer comme représentant la première paire spinale avant la seconde assimilation la paire qui suit immédiatement z et la participation de la colonne à la constitution du néocrâne peut s'exprimer par le tableau suivant :

NERFS OCCIPITAUX	NERFS OCCIPITO- SPINAUX	NERFS SPINAUX	
t u v w x y z	1 2 3	4 5 6 7	Spinacides et Scyllides (embryons).
x y z	1 2 3	4 5 6 7	La plupart des Squalés pentanches achevés.
y z	1 2 3	4 5 6 7	
z	1 2 3	4 5 6 7	Torpille (embryon).
	1 2 3	4 5 6 7	Torpille (achevée). Raie.
y z	1 2 3	4 5 6 7	Amphibiens (embryons).
	1 2 3	4 5 6 7	Amphibiens achevés.
t u v w x y z	a b c	d e f 7	Esturgeon (embryon).
y z	a 2 3	4 5 6 7	<i>Amia</i> (embryon).
y z	a b c	4 5 6 7	Reptiles (embryons).
z	a b c	4 5 6 7	Oiseaux (embryons).
	a b c	4 5 6 7	Mammifères, Sauropsidés achevés.
Première assimilation de segments. Néocrâne protométamère.	Deuxième assimilation de segments.		
Néocrâne auximétamère.			

Ce tableau montre que les premiers nerfs spinaux des Sélaciens et des Amphibiens adultes sont englobés dans le crâne chez les autres Vertébrés et que cet englobement peut s'étendre (Esturgeon) à des paires spinales qui restent d'habitude libre; il fait voir aussi que l'on peut observer chez l'embryon un ou deux nerfs occipitaux qui disparaissent totalement lorsque la structure définitive se réalise (Torpille, Amphibiens, Sauropsidés).

Les Holocéphales, les Ganoïdes, les Téléostéens et les Dipneustes ont un crâne auximétamère, mais la limite postérieure de ce dernier varie beaucoup chez ces êtres suivant le nombre des vertèbres captées dans la seconde assimilation et qui va de une (*Amia*) à six (Esturgeon). L'étendue de la seconde assimilation est la même chez tous les Amniotes, par conséquent la limite caudale du crâne est située chez tous en un point correspondant. Il y a trois vertèbres assimilées et les nerfs occipito-spinaux répondant à ces trois segments forment les nerfs hypoglosses (XII^e paire). Le crâne des Amniotes a donc assimilé trois vertèbres qui restent libres chez les Amphibiens, et par

conséquent, la vertèbre dite atlas, chez ces derniers, n'a rien de commun avec l'atlas des Amniotes comme on l'a déjà dit plus haut (p. 185 et 199).

Le crâne peut donc être regardé comme composé de deux parties distinctes : le néocrâne et le paléocrâne. Ce dernier a-t-il été métamérisé un jour et le squelette cérébral, dans l'étendue comprise entre le vague et l'optique, a-t-il été formé de segments distincts comme le pensait GEGENBAUR? La question est difficile à résoudre. En effet la présence de certaines ébauches segmentées dans une région du corps de l'embryon n'entraîne pas forcément la segmentation de toutes les parties qui s'y trouvent et notamment du squelette. La segmentation de ce dernier est tardive, elle existe à peine en quelques points chez les Cyclostomes où cependant la segmentation des myomères et des paires nerveuses est bien nette. La présence de somites dans la région du paléocrâne n'implique donc pas du tout la segmentation du squelette de ce dernier, et il est très possible que le paléocrâne ait apparu comme une capsule cartilagineuse continue, insegmentée, avant même la formation d'une colonne vertébrale métamérisée. En effet toutes les causes qu'invoque GEGENBAUR pour la fusion des segments squelettiques craniens (voy. ci-dessus), ont dû agir de très bonne heure et amener la formation d'une capsule cranienne continue, avant celle d'une colonne vertébrale. Le crâne, ou tout au moins le paléocrâne est plus vieux que la colonne comme l'ont dit GÖTTE et VAN WIJHE, et il fut probablement insegmenté (aspondyle, GAUPP) dès son origine.

Quoi qu'il en soit on ne peut plus parler de théorie vertébrale du crâne. La vertèbre est une formation très tardive dans la phylogénèse, et loin d'être un élément primordial du corps, partout le même chez tous les Vertébrés, elle est au contraire un complexe de composition et par suite de valeur très variable suivant les cas. On peut au contraire parler de théorie segmentaire du crâne, parce que les segments sont des éléments fondamentaux de la structure qui peuvent se retrouver dans la région céphalique comme ailleurs, mais cette théorie sera discutée plus tard, lorsque les différents appareils ou systèmes auront été étudiés et que l'on aura ainsi tous les éléments de la question. (p. 567)

BIBLIOGRAPHIE

- Th.-H. HUXLEY. *On the theory of the Vertebrate Skull*. Croonian Lecture. Proc. Roy. Society, Vol. IX, 1859. — C. GEGENBAUR. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere...* Leipzig, 1872. — P. STÖHR. *Zur Entwick. d... Schädels...*, etc. Zeitsch. zur wiss. Zool., Bd 33, 1879, et Bd 36, 1881. — C. GEGENBAUR. *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes...*, etc. Morphol. Jahrb., Bd 13, 1887. — A. FRORIEP. *Zur Entwick. der Wirbelsäule*, etc. Arch. für Anat. und Physiolog., 1883 et 1886. — M. FÜRBRINGER. *Ueber die spinooecipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie*. Festschrift für C. Gegenbaur, Leipzig, Bd III, 1897. — A. DOHRN. *Studien z. Urgeschichte*, etc... Mitteil. zool. Stat. Neapel, Bd V, 1884, Bd IX, 1890, Bd XV, 1901 et 1902. — G. CHIARUGI. *Le développement des nerfs vague...*, etc. Archives ital. de Biologie, T. 13, 1890. — LE MÊME. *Sur les myotomes et sur les nerfs de la tête postérieure*, etc... Archives ital. de Biologie, T. 15, 1891. — E. GAUPP. *Die Metamerie des Schädels*. Ergebnisse d. Anat. u. Entwick., Bd. VII, 1897. — A. SEWERTZOFF. *Die Entwickel. des Selachierschädels*, etc. Festschrift für C. Kupffer, Iena, 1899. — E. GAUPP. *Die Entwicklung des Kopfskelettes*, in Handb. ver. a exp. Entwick. Lehre O. Hertwig's, Bd III, Th. 2, 1905. — B. HATSCHKE. *Studien zur Segmenttheorie des Wirbeltierkopfes*. Morphol. Jahrb., Bd 35, 1906, Bd 39, 1909, Bd 40, 1909. — D. FILATOFF. *Die Metamerie des Kopfes von Emys lutaria*, etc... Morphol. Jahrb., Bd 37, 1907. — H.-E. ZIEGLER. *Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere*. Jena'sche Zeitschr. f. Naturw., Bd 43, 1908. — A. BRACHET. *Sur la signification morphologique de la région occipitale du crâne*, Bulletin de la Soc. d'Anthropologie de Bruxelles, T. XXVII, 1908. — Voyez aussi les travaux se rapportant aux somites céphaliques à la bibliographie du chap. I, première partie.

II. — SQUELETTE VISCÉRAL.

Le squelette viscéral participe comme on l'a vu à la constitution du squelette de la tête, mais il doit être distingué du squelette axial dont il est absolument indépendant par son origine, et dont il diffère en outre par sa segmentation propre, sans rapports avec celle du squelette axial. Il doit être étudié là où il atteint son développement maximum, chez les Poissons. On a vu à propos du crâne ce que devenait le premier arc; le second, en rapport avec lui par sa partie dorsale, se comporte dans sa partie ventrale à peu près comme les arcs suivants.

D'après l'opinion classique, dans un arc viscéral complètement développé la tige cartilagineuse primitivement simple se divise en une série de segments, ordinairement quatre, articulés entre eux de manière à être plus ou moins mobiles et qui restent cartilagineux ou s'ossifient en partie ou en totalité. Le segment dorsal dirigé presque horizontalement est désigné sous le nom de pharyngobranchial, les deux suivants ont reçu le nom d'épibranchial et de cératobranchial, et le segment ventral celui d'hypobranchial. Il existe aussi chez les formes types un segment basilaire impair, le segment basibranchial ou copule, qui réunit les deux arcs d'une même paire.

Lorsqu'il s'agit de l'arc hyoïdien les pièces qui suivent l'hyomandibulaire sont appelées épihyal, cératohyal, hypohyal, basihyal.

Le squelette branchial offre chez les différentes espèces une grande variété de formes. La convergence en avant des arcs, qui est d'autant plus marquée que ces derniers sont plus reculés, amène la réduction du nombre des pièces squelettiques des arcs postérieurs, qui sont rarement au nombre de quatre de chaque côté, non compris la copule. Le plus souvent les hypobranchiaux manquent et les cératobranchiaux s'articulent directement avec les basibranchiaux. Le dernier arc (septième) qui, sauf l'exception des Notidanidés, n'est pas suivi d'une fente branchiale et ne porte jamais de feuillets branchiaux, est le plus souvent réduit à ses pièces épi- et cératobranchiales, le pharyngobranchial manque ou est rudimentaire. Du reste les différents arcs d'une corbeille branchiale ne possèdent jamais toutes les pièces d'un arc typique et certaines de ces dernières manquent aux deux extrémités de la série. Pour donner une idée de la structure du squelette branchial, nous le décrirons brièvement chez les Sélaciens et chez les Téléostéens.

Chez les premiers les deux arcs hyoïdiens sont réunis par une copule qui souvent possède un prolongement cranial. Il manque généralement une ou deux copules en arrière de l'arc hyoïdien chez les Squalés, davantage encore chez les Raies, tandis qu'une ou deux paires d'hypobranchiaux font défaut dans les derniers arcs. La colonne copulaire est prolongée en arrière par une pièce élargie à laquelle GEGENBAUR a donné, à cause de ses rapports avec le péricarde, le nom de cardiobranchial. On regarde le cardiobranchial comme la copule de la dernière paire d'arcs, mais, vu en place et non sur le squelette préparé, il offre des rapports très particuliers qui le distinguent nettement des autres basibranchiaux. Il est développé dans la paroi dorsale du péricarde et séparé par ce dernier des muscles qui viennent s'insérer sur les copules et sur les arcs qui le précèdent. Ce cartilage diffère donc profondément des copules. Son développement énorme chez les Raies et les Torpilles est en rapport avec la largeur du

plancher du pharynx qui forme à ce niveau la paroi dorsale du péricarde. Le cardiobranchial consolide la paroi dorsale du péricarde et protège le cœur contre les actions mécaniques produites par la déglutition de proies volumineuses.

Il existe chez les Sélaciens sur l'arc palato-carré et sur le cartilage de Meckel, de petits cartilages dits labiaux, dont la valeur morphologique est assez difficile à déterminer. On a pensé à un moment donné qu'ils représentaient des restes d'arcs branchiaux situés en avant de la bouche et qui auraient disparu. POLLARD les a fait dériver des cirrhes buccaux d'*Amphioxus*. On les a rattachés aussi à un appareil suceur placé en avant de la bouche actuelle et qui se serait trouvé chez les ancêtres des Vertébrés actuels (BALFOUR). Pour ne rien préjuger sur leur nature, on peut en faire le squelette précranial ou préoral (GAUPP) lequel est représenté en dehors des Sélaciens par les cartilages de la région correspondante des Téléostéens et par le cartilage labial supérieur des larves d'*Anoures* qui porte l'appareil de dents cornées particulier à ces derniers.

Chez les Téléostéens la chaîne des copules est toujours continue, à partir de la copule hyoïdienne qui donne souvent un os distinct pour la langue (os entoglosse). La chaîne copulaire est souvent courte, parfois aussi elle est prolongée caudalement par une pièce effilée qui rappelle le cardiobranchial des Sélaciens, mais avec une ampleur moindre. Les arcs sont composés, en dehors des copules, de quatre pièces répondant à celles des Sélaciens, mais souvent les pharyngobranchiaux des derniers arcs (du quatrième au sixième arc viscéral inclus) sont élargis en une plaque pourvue de dents et destinée à broyer, qui forme les os pharyngiens supérieurs. Le septième arc est réduit à sa pièce cérato-branchiale également élargie et dentée, qui s'oppose aux pharyngiens supérieurs et constitue avec celle du côté opposé les os pharyngiens inférieurs.

Les grandes variations que présentent les pièces terminales de chaque paire d'arcs, et le nombre des copules dans les diverses espèces ont déjà fait dire à GEGENBAUR que la segmentation des arcs n'était pas pour eux une propriété essentielle, mais qu'elle dépendait bien plus de l'adaptation de ces pièces à la réduction dans le sens caudal de la cavité branchiale. On pourrait ajouter qu'elle est aussi en rapport avec les adaptations dues aux différents genres de vie et à la structure de ces Poissons beaucoup plus variés, sous des apparences assez uniformes, qu'on ne le croirait au premier abord.

Certaines dispositions du squelette montrent clairement que les basibranchiaux et les hypobranchiaux qui les réunissent à l'arc proprement dit ne peuvent être considérés comme faisant partie intégrante de ce dernier. Le fait que

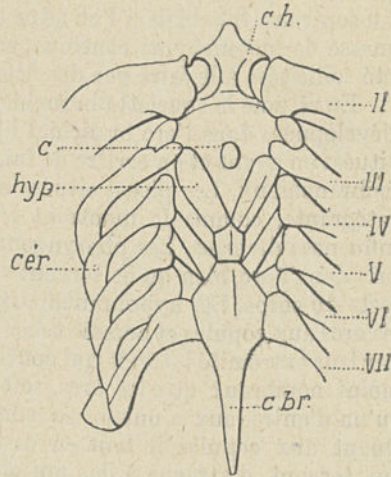


FIG. 114. — Squelette viscéral de *Cestracion Philippi*, vu par la face ventrale, d'après GEGENBAUR.

II à VII, deuxième (hyoïdien) à septième arcs viscéraux; — c., copule libre; — c. br., cardio-branchial; — c. h., copule hyoïdienne; — cér., cératobranchial; — hyp., hypobranchial.

deux ou plusieurs arcs viennent confluer sur une seule copule, comme on l'observe fréquemment, indiquerait, si l'on voulait conclure du squelette à l'arc, qu'il y a eu fusion de la partie ventrale de ces arcs, ce que rien dans le développement ne justifie. La discordance entre les pièces médianes et les arcs s'explique au contraire très bien si l'on admet que ces pièces se sont développées dans une masse de mésenchyme continue, sans segmentation arcuale, et là où elles ont été sollicitées à le faire par des actions mécaniques dues au fonctionnement.

En résumé le squelette branchial est représenté essentiellement par les pièces développées dans l'arc branchial libre, tel qu'il est individualisé par les fentes situées en avant et en arrière de lui, c'est-à-dire par les cératobranchiaux et les épibranchiaux. Les pièces situées aux extrémités de l'arc n'en font pas partie intégrante, comme le montrent leurs variations, et se développent sous des influences diverses. Les pharyngobranchiaux pourraient à la rigueur être compris dans l'arc, bien qu'ils servent surtout à assurer les rapports de l'arc avec le reste du corps. Les hypobranchiaux sont des pièces intermédiaires qui unissent les arcs aux copules et comme telles participent des caractères des arcs au moins par leur extrémité latérale qui continue les cératobranchiaux, mais ils sont déjà moins nombreux que les arcs, soit que certains manquent dans un arc, soit qu'un d'entre eux s'unisse au contraire à deux arcs par sa partie dorsale. Quant aux copules il faut en distinguer deux catégories. Les plus craniales qui servent d'attache à des muscles venus des myotomes (muscles coraco-viscéraux ou hypobranchiaux) peuvent être considérés comme des pièces du squelette général, poussées en avant en même temps que les myotomes (DOHRN). Le cardiobranchial, au contraire, est une pièce tout à fait distincte des copules, appartenant à la paroi ventrale du tube digestif et développée sous l'influence d'adaptations particulières.

Le squelette branchial des Cyclostomes offre des dispositions très spéciales en rapport avec la constitution des arcs branchiaux. Chez les Lamproies où il présente le plus grand développement, il est constitué par des arcs insegmentés placés à la périphérie des poches, en dedans des myotomes, et n'arrivant au contact de la peau que sur un point limité, au niveau des orifices branchiaux externes. Ces arcs sont représentés par des tiges cartilagineuses minces, offrant à la fois une courbure générale répondant à la courbure de la périphérie des poches et des sinuosités plus ou moins prononcées. Ces tiges s'unissent entre elles dorsalement au-dessous de la colonne, sur la ligne médiane ventrale, et dans leur milieu par de petites baguettes cartilagineuses qui vont de l'une à l'autre en passant au-dessus et au-dessous des orifices branchiaux externes. Ce squelette ne comprend donc plus de pièces mobiles les unes sur les autres comme c'était le cas jusqu'ici, mais il forme une cage élastique (les sinuosités des arcs favorisent beaucoup cette propriété) qui tend à maintenir toujours béant l'appareil branchial et le rouvre lorsqu'il a été plus ou moins fermé par la contraction des muscles expirateurs ou constricteurs. Cet appareil se continue en arrière avec le cartilage péricardique en forme de coupole concave cranialement et qui sépare le péricarde de la cavité du tronc.

Chez les Myxinoïdes le squelette branchial est presque totalement absent et n'est plus représenté que par une petite pièce voisine du conduit œsophagocutané.

Chez les Amphibiens à l'état larvaire, le squelette viscéral rappelle celui des Poissons, bien qu'il soit déjà fortement modifié. Celui des Urodèles comprend un

archyoidien et quatre arcs branchiaux, mais ces derniers sont bien réduits. L'arc hyoïdien et les deux premiers branchiaux ne possèdent chacun que deux pièces, un hypobranchial et un cératobranchial. Les deux derniers branchiaux sont représentés seulement par leur cératobranchial. Les copules sont réduites à une ou deux et les trois derniers arcs sont portés par une même pièce (hypobranchial?) qui vient s'appuyer sur la copule des arcs précédents, et qui possède à peu près la même direction qu'eux. Ici, par conséquent les arcs postérieurs au lieu de s'unir entre eux sur la ligne médiane s'unissent avec ceux du même côté et donnent un squelette bien différent de celui des Poissons.

Cette disposition est remplacée chez les larves d'Anoures par une autre encore plus simple. L'arc hyoïdien est large et insegmenté. Il est réuni à celui du côté opposé par une copule dont le cartilage est parfaitement continu

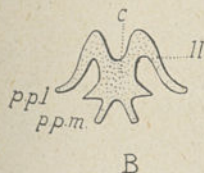


FIG. 116. — Squelette viscéral du *Pelobate brun*, d'après DUCÈS (un peu modifié).

A, squelette branchial de la larve. — B, appareil hyoïdien à la fin de la métamorphose.

II en A, arc hyoïdien, en B, cornes de l'hyoïde; — III à VI, troisième à sixième arcs viscéraux; — c., corps de l'hyoïde; — p. p. l., prolongement postérieur latéral; — p. p. m., prolongement postérieur médian du corps.

que l'arc hyoïdien forme

avec celui des arcs hyoïdiens. Les quatre arcs suivants sont minces, continus et réunis

entre eux à leurs deux extrémités de manière à former une cage immobile.

Chez les Amphibiens adultes le squelette branchial a fait place à un appareil hyoïdien que l'on retrouve également chez les Amniotes et qui doit être examiné de plus près.

D'une manière générale, on distingue dans cet appareil un os impair et médian, le *corps* de l'os hyoïde, et des prolongements. Le *corps* est formé par une ou plusieurs copules plus ou moins fusionnées. Les prolongements sont de deux sortes : les uns, peu importants au point de vue morphologique, sont des apophyses du corps nées par adaptation; les autres, beaucoup plus intéressants, dérivent des arcs viscéraux et constituent les *cornes*. On distingue parmi celles-ci la corne antérieure ou hyoïdienne qui dérive de l'arc hyoïdien, et la ou les cornes branchiales dont le nombre ne dépasse jamais deux et qui proviennent des deux premiers arcs branchiaux.

Chez les Urodèles la ou les copules forment en général un corps de l'hyoïde étroit et allongé, accompagné d'une pièce assez énigmatique, l'étrier, tandis

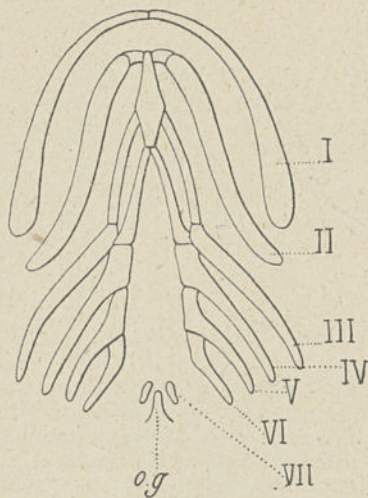


FIG. 115. — Mandibule et squelette viscéral d'une larve de *Triton*, vu par la face ventrale, d'après GEGENBAUR.

I, premier arc viscéral (mandibule); — II, deuxième arc (hyoïdien); — III à VII, troisième à septième arcs viscéraux; — o. g., orifice glottique.

chiaux (III^e et IV^e viscéraux) persistent seuls formant deux cornes branchiales dont la dernière souvent très réduite s'unit à la première au-dessous de son épibranchial.

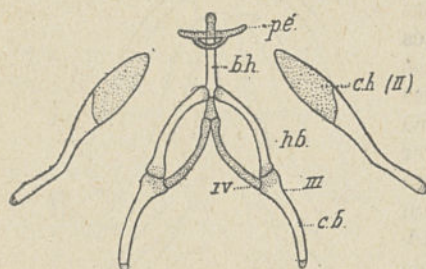


FIG. 117. — Appareil hyoïdien du Triton, d'après DUCÈS.

b. h., basihyal (corps de l'hyoïde); — c. h. II, cératohyal (corne hyoïdienne); — c. b., cératobranchial; — h. b., hypobranchial du troisième arc viscéral (III) formant la première corne branchiale; — IV, quatrième arc (deuxième corne branchiale, unie en arrière à la précédente); — p. é., pièce en étrier.

viscéraux, mais la détermination de ces pièces est discutée.

Chez les Oiseaux le corps est étroit, il présente en avant un os entoglosse en arrière une tige allongée, regardée avec doute comme une copule des arcs postérieurs. La corne hyoïdienne est très petite, c'est un simple prolongement latéral du corps (GAUPP). Il y a une seule corne branchiale dérivée du premier arc branchial (III^e viscéral) qui est le véritable support de l'hyoïde et est très développée.

Chez les Mammifères l'hyoïde comprend un corps étroit, regardé comme la copule du III^e arc viscéral, et deux paires de cornes, les cornes antérieures (petites cornes, Homme) et les cornes postérieures (grandes cornes, Homme). Les premières correspondent à l'arc hyoïdien et sont représentées chez l'Homme par un petit osselet (hypohyal) placé sur le corps de l'hyoïde et qui le rattache à l'apophyse styloïde par l'intermédiaire d'un ligament stylo-hyoïdien très long. Ce ligament est en grande partie remplacé chez les autres Mammifères par des articles osseux en nombre variable auxquels on a donné les noms de cératohyal et d'épihyal, mais il faudrait se garder de les comparer rigoureusement aux pièces correspondantes des Poissons. Anormalement chez l'Homme on peut trouver à la place du ligament stylo-hyoïdien une chaîne d'os. Les cornes postérieures, que l'on rapporte au III^e arc viscéral, plus fortes chez l'Homme que chez les autres Mammifères, sont constituées généralement par une seule pièce que l'on rapproche d'un hypobranchial.

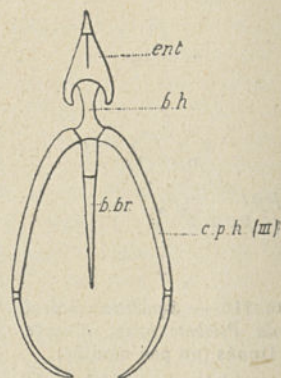


FIG. 118. — Hyoïde du Poulet, d'après GEGENBAUR.

b. br., basibranchial; — b. h., basihyal; — c. p. h., corne hyoïdienne (corne postérieure, troisième arc viscéral); — ent., entoglosse (reste de l'arc hyoïdien).

Valeur morphologique de l'appareil hyoïdien. — A cause de la présence des arcs viscéraux dans les embryons des Amniotes et aussi par suite de certaines ressemblances entre le squelette hyoïdien de ces animaux à l'état adulte et le squelette branchial des Poissons, on a cherché à retrouver dans le premier les éléments du second et à déterminer à quels arcs appartenaient ses différentes pièces. Pour cette comparaison on a joint à l'appareil hyoïdien les cartilages qui entourent l'orifice du larynx. GEGENBAUR a fait remarquer que chez les Urodèles les plus simples ces cartilages sont représentés par une paire de *cartilages latéraux* placés de chaque côté de l'orifice glottique et qui semblent bien par leur position représenter le squelette du VII^e arc viscéral (voy. fig. 151). Chez les Amphibiens plus élevés ces cartilages latéraux se divisent en deux parties, l'une craniale les cartilages arythénoides, l'autre caudale le cartilage cricoïde qui forme un cercle autour de l'orifice glottique et qui s'enfonce entre les prolongements postérieurs du corps de l'hyoïde comme entre les branches d'une fourche.

Les choses restent à peu près en cet état chez les Reptiles et chez les Oiseaux mais elles se compliquent beaucoup chez les Mammifères par la formation, sur les parties ventro-latérales, d'un cartilage nouveau, le cartilage thyroïde qui s'intercale entre l'hyoïde, d'une part et le cricoïde de l'autre. Le cartilage thyroïde présente chez les Monotrèmes une composition particulière qui le fait ressembler extérieurement à une série d'arcs viscéraux successifs. Il comprend d'abord une pièce supérieure qui, du côté ventral, se divise en deux bandes superposées simulant toutes deux un arc et que l'on a comparées respectivement au III^e et au IV^e arcs viscéraux, puis une pièce inférieure ou caudale de même forme, réunie à sa similaire sur la ligne médiane ventrale par une copule et que l'on a comparée au V^e arc. Chez les autres Mammifères cette structure ne s'observe plus et le cartilage thyroïde est continu.

On a considéré l'ensemble des pièces squelettiques hyoïdéo-laryngo-trachéales comme dérivé du squelette viscéral et comme répondant aux arcs suivants (GEGENBAUR) :

Le deuxième arc viscéral est représenté par les cornes antérieures de l'hyoïde et peut-être aussi par une partie du corps de ce dernier.

Le troisième répond aux cornes postérieures de l'hyoïde et à son corps (chez les Monotrèmes à la pièce la plus craniale du cartilage thyroïde).

Le quatrième donne une partie du cartilage thyroïde (la pièce moyenne des Monotrèmes).

Le cinquième donne la dernière partie du thyroïde (l'arc caudal des Monotrèmes).

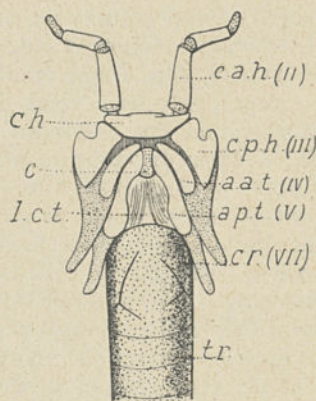


FIG. 119. — *Hyoïde et larynx d'un Monotrème, vue de face* (imité des auteurs).

a. a. t. (IV), arc antérieur (portion craniale du cartilage thyroïde = IV^e arc viscéral); — a. p. t. (V), arc postérieur (portion caudale du cart. thy. = V^e arc viscéral); — c., copule; — c. a. h. (II), corne antérieure de l'hyoïde = II^e arc visc.; — c. h., corps de l'hyoïde; — c. p. h. (III), corne postér. de l'hyoïde (portion craniale du cart. thy. = III^e arc visc.); — c. r. (VII), cartilage cricoïde = VII^e arc visc.; — l. c. t., ligament crico-thyroïdien; — tr., trachée.

Le sixième est rudimentaire à partir des Amphibiens, peut-être fournit-il des matériaux pour le squelette de l'épiglotte?

Le septième donne les cartilages latéraux des Amphibiens et les pièces qui en dérivent, cartilages arythénoides et cartilages cricoïdes.

Les suivants ont fourni les anneaux cartilagineux de la trachée, qui, bien entendu, ne répondent point chacun à un arc mais qui peuvent seulement être regardés comme ayant emprunté leur squelette à des arcs préexistants.

Ce résumé de la constitution du squelette hyoïdéolaryngé est simplement destiné à donner un aperçu de la manière dont on peut comprendre les rapports de ce dernier avec les arcs viscéraux. La discussion des homologues de ses pièces dans les divers groupes est entièrement laissée de côté aussi bien que les lacunes signalées par GÖPPERT entre le larynx des Monotrèmes et celui des Reptiles d'une part, celui des Mammifères d'autre part.

Mais l'ontogénie vient apporter quelques doutes sur la légitimité de la comparaison des cartilages du larynx avec des segments d'arcs viscéraux. En effet leur développement s'opère seulement après que ces arcs ont disparu (SOULIÉ et BARDIER) et la dislocation de ces arcs (voy. p. 95) montre qu'ils perdent entièrement à ce moment leur individualité. Il est donc probable que chez les Amniotes, le cartilage de Meckel et le cartilage de Reichert représentent seuls le squelette branchial, c'est-à-dire le squelette des deux premiers arcs viscéraux. Le corps de l'hyoïde est une copule développée dans la région interbranchiale indépendamment de ces arcs, mais, par les rapports qu'il offre avec les muscles dérivés des myotomes qui le rattachent à la ceinture scapulaire, il peut être comparé à la copule hyoïdienne des Poissons. Les cartilages thyroïdes sont des pièces de la paroi du tractus entodermique comparables au cardio-branchial des Sélaciens et qui ont moins encore que la copule hyoïdienne des rapports immédiats avec les arcs.

Pour la bibliographie du squelette viscéral, outre les indications données au § 3 à l'article Crâne, voy. : E. GÖPPERT. *Die Entwicklung des Kehlkopfes d. Wirbelt.* in Hand. ver. u. exp. Entwickl. Lehre O. Hertwig's, Bd II, Th. I, 1902. — L. VIALLETON. *Sur les arcs viscéraux*, etc. Archives d'Anat. microsc. T. X, 1908.

III. — SQUELETTE ZONAL.

Le squelette zonal est formé par la réunion de pièces d'origine et de valeur morphologique diverses, qui constituent au niveau de l'attache des membres au tronc deux ceintures entourant plus ou moins complètement ce dernier. La ceinture antérieure ou craniale a reçu le nom de ceinture pectorale, thoracique ou scapulaire, la postérieure celui de ceinture abdominale ou pelvienne.

Le type suivant lequel ces ceintures sont organisées diffère assez chez les Poissons et chez les Tétrapodes pour qu'il soit avantageux d'examiner les deux cas à part.

§ 1^{er}. — Squelette zonal des Poissons.

Le squelette zonal des Poissons se distingue de celui des Tétrapodes par divers caractères, parmi lesquels dominent l'absence constante d'un sternum

dans la ceinture antérieure, et la prépondérance également constante de celle-ci sur la ceinture pelvienne qui peut même faire complètement défaut.

L'état le plus simple de la ceinture pectorale s'observe chez les Sélaciens où elle consiste en une pièce cartilagineuse continue, en forme d'arc ou d'U, et qui est placée immédiatement en arrière de la région branchiale. L'arc formé par la ceinture n'est pas contenu dans un même plan transversal, mais présente une inclinaison comparable à celle des arcs branchiaux. La partie moyenne de cet arc, beaucoup plus craniale que ses extrémités dorsales, est placée sous la peau de la paroi ventrale du corps, en dessous de la cavité péricardique et dans l'épaisseur des muscles; ses extrémités, plus caudales, remontent du côté dorsal, et placées sous la peau entre celle-ci et les muscles latéraux elles se terminent à une hauteur variable, mais toujours en dessus du bord dorsal de la corbeille

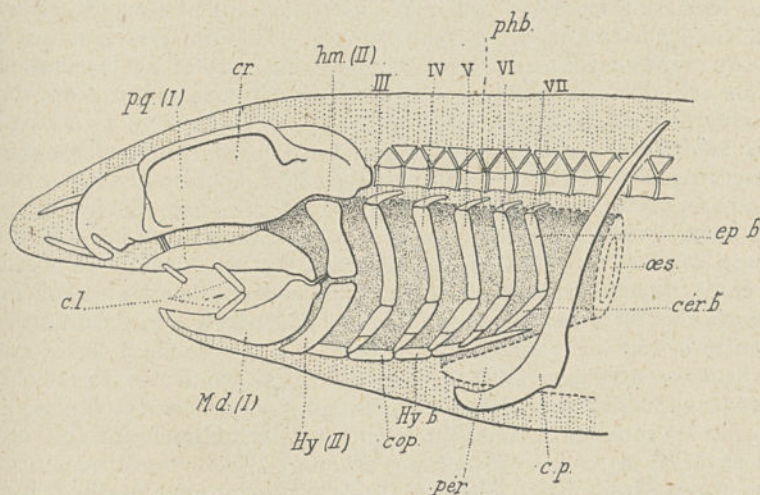


FIG. 120. — Squelette céphalique d'un Squalo.

I à VII, premier à septième arcs viscéraux; — *cér. b.*, cérato branchial; — *c. l.*, cartilages labiaux; — *cop.*, copule; — *c. p.*, ceinture pectorale; — *cr.*, crâne; — *ép. b.*, épibranchial; — *h. m.*, hyomandibulaire; — *Hy. b.*, hypobranchial; — *Hy.*, arc hyoïdien; — *M. d.*, mandibule; — *æ. s.*, œsophage; — *pér.*, péricarde; — *p. q.*, palato-carré.

branchiale. L'arc pectoral est donc situé en arrière de la corbeille branchiale et très en dehors des arcs viscéraux dont il est séparé, du côté ventral, par la cavité péricardique. Sur son bord caudal et un peu au-dessus de sa partie moyenne, il porte une saillie dirigée en arrière sur laquelle s'articule le membre.

L'arc pectoral des Sélaciens est parfaitement continu, mais pour les comparaisons avec la ceinture des Tétrapodes on le divise arbitrairement, par un plan mené par l'articulation de la nageoire, en une partie dorsale et une partie ventrale. La partie dorsale répond au scapulum (omoplate), la partie ventrale, à la région coracoïdienne qui comprend généralement deux pièces, le coracoïde caudalement, le procoracoïde en avant, mais qui est ici simple.

Chez les Téléostomes la ceinture pectorale reste fondamentalement la même que chez les Sélaciens; elle est représentée chez l'embryon par un arc cartilagineux, mais chez l'adulte des os dermiques venus de la peau qui la

recouvre s'appliquent à sa surface et se substituent en grande partie au cartilage qui disparaît plus ou moins complètement. Ces os et ceux qui dérivent du cartilage ont reçu des noms empruntés aux pièces de la ceinture des Tétrapodes, scapulum, coracoïde, clavicule avec post et infra-clavicule, mais leurs homologues avec les os homonymes sont discutées et incertaines. Chez beaucoup de Téléostéens où la corbeille branchiale est très concentrée sous le crâne contrairement à ce qui se passe chez les Sélaciens où elle s'étend assez loin en arrière de ce dernier, les extrémités dorsales de l'arc pectoral sont reliées au crâne par une chaîne composée d'un nombre variable d'os, qui prolonge sa direction générale et vient s'insérer sur la capsule cranienne. Complétée par ces os la ceinture pectorale forme le bord postérieur de la vaste chambre branchiale qui s'étend des parties latérales du crâne jusqu'à la région jugulaire ventralement et sur lequel vient s'appuyer l'opercule.

Pour bien comprendre la valeur de l'arc pectoral et les conditions qui ont présidé à sa formation il faut se rappeler qu'il existe un rétrécissement considérable du corps au niveau du dernier arc, corrélativement à la diminution graduelle des arcs d'avant en arrière. La paroi somatique se continue directement avec le dernier arc branchial, situé en arrière de la dernière fente. Le corps est donc très rétréci à ce niveau, mais il ne tarde pas à récupérer un diamètre plus large; en effet la paroi somatique se porte rapidement en dehors en formant la paroi postérieure oblique de la chambre branchiale. Cette chambre ne s'étend naturellement que dans la région où se trouvent les branchies, c'est-à-dire sur les côtés de l'extrémité céphalique. Du côté dorsal elle est limitée par le crâne, du côté ventral par la région jugulaire. Elle est particulièrement développée chez les Téléostéens, où l'espèce de défaut ou d'interruption qu'elle cause entre la région hyoïdienne et le tronc est plus facile à saisir, mais les choses sont essentiellement les mêmes chez les Sélaciens; seulement chez ces derniers la corbeille branchiale s'étendant plus en arrière est limitée dorsalement par les muscles dorsaux du corps, et la chambre branchiale occupée par les septa et les poches secondaires n'apparaît pas avec la même netteté. Mais on observe toujours ce fait capital que sur une grande partie de ses faces latérales, en arrière des branchies, le tronc est très réduit de diamètre, la paroi somatique s'infléchissant brusquement en dedans pour aller se fixer, en s'effilant, sur les côtés du pharynx.

La ceinture thoracique fournit un point d'appui solide lors de la contraction des muscles latéraux qui produisent les mouvements de progression. Ces muscles ne s'insèrent pas directement sur la ceinture pectorale, ils sont en effet, pour la plus grande part, situés en dedans d'elle, mais l'aponévrose ou mieux le derme cutané qui les enveloppe s'y attache solidement ainsi qu'un certain nombre de myoseptes. Grâce à ces attaches fibreuses qui lui relient les muscles la ceinture pectorale, bien que n'étant pas placée dans l'épaisseur des muscles eux-mêmes comme on le dit quelquefois, remplit le même rôle que si elle était ainsi disposée. Elle peut donc être considérée comme une pièce de charpente de premier ordre servant à la fois à donner insertion aux muscles latéraux dans toute la hauteur de la chambre branchiale et à maintenir la forme du corps en formant une ceinture rigide en arrière de cette chambre. Placée dans la somatopleure, c'est-à-dire en dehors du coelome, elle sert aussi de soutien à la partie craniale de cette cavité et représente son squelette, ou si l'on veut elle constitue la première forme du squelette thoracique. Sa partie inférieure logée dans la paroi du corps ventralement à la cavité péri-

cardiaque constitue un puissant organe de protection pour le cœur et pour les organes contenus dans la partie craniale de la cavité abdominale. L'arc pectoral forme même le seul squelette thoracique des Sélaciens qui ne possèdent point de côtes, et dans ce cas le rôle protecteur que nous venons de lui attribuer apparaît encore plus nettement.

La ceinture pectorale est donc chez les Poissons tout autre chose qu'un simple support du membre antérieur, et d'ailleurs ses dimensions et sa puissance sont absolument hors de proportion avec ce qu'exigerait une semblable

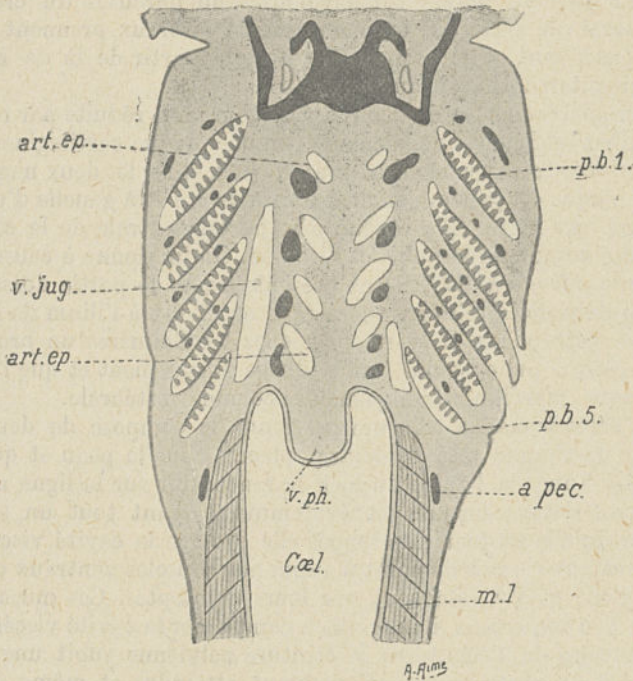


FIG. 121. — Coupe frontale d'un embryon de *Mustelus*, passant par la voûte du pharynx et montrant l'arc pectoral tout à fait en dehors des muscles latéraux.

a. pec., arc pectoral; — art. ép., artères épibranchiales; — m. l., muscles latéraux; — p. b. 1..., p. b. 5, première à cinquième poches branchiales; — v. jug., veine jugulaire; — v. ph., voûte du pharynx.

fonction. Les membres pairs ont en effet un rôle très subordonné dans la progression des Poissons, ils accomplissent peu d'actions de force et agissent principalement comme quilles de roulis ou bien pour changer de direction dans la progression lente, ou encore pour produire l'arrêt dans la course lancée. Mais pour aucune de ces actions il n'est besoin d'un support comparable à l'arc pectoral. Ce qui le prouve amplement c'est que les nageoires abdominales n'ont jamais que des ceintures peu développées consistant en des pièces aplaties enfoncées sous la peau et sans connexion avec le reste du squelette. Cette simplicité de la ceinture pelvienne s'observe même lorsque les nageoires correspondantes se développent beaucoup et dépassent les pectorales en taille et

en puissance comme cela arrive chez certains Téléostéens, où elles ont émigré au-dessous de la tête très lourde qu'elles aident à soulever.

Les Cyclostomes qui manquent de membres pairs n'ont pas non plus de ceintures, mais cette absence s'explique, dans l'ordre d'idées où nous nous plaçons, par la disposition de l'appareil branchial qui est en quelque sorte enfoncé en dedans sous les muscles latéraux, et qui n'interrompt les parois latérales du corps que d'une manière insignifiante au niveau des petits orifices branchiaux externes. Dans ces conditions les muscles latéraux se prolongent jusque vers l'extrémité céphalique où les plus antérieurs peuvent s'attacher par leurs myoseptes sur diverses pièces cartilagineuses ou fibreuses du crâne ou de l'appareil buccal, de sorte que les mouvements latéraux prennent leur point d'appui très en avant et se propagent ensuite à partir de là de myotome à myotome sans interruption jusqu'à la queue.

La ceinture pelvienne des Poissons est toujours très réduite par rapport à la précédente. Chez les Sélaciens elle consiste en une plaque cartilagineuse unique et continue, placée transversalement sous la peau, entre les deux nageoires ventrales. Cette plaque est généralement percée à droite et à gauche d'un trou qui donne passage aux nerfs. Elle répond à la partie ventrale de la ceinture des Tétrapodes qui comprend le pubis et l'ischion. On lui donne à cause de cela le nom de plaque *pubo-ischiale*. Elle ne présente point de partie dorsale comparable au scapulum de la ceinture thoracique ou mieux à l'ilium de la ceinture pelvienne des Tétrapodes. Il existe bien chez les Chimères un prolongement latéral de la plaque pubo-ischiale qui se dirige dorsalement et que l'on appelle processus iliaque, mais il n'atteint jamais la colonne vertébrale.

Chez les Téléostomes la ceinture pelvienne se compose de deux plaques osseuses, une de chaque côté, également placées sous la peau et qui peuvent rester séparées l'une de l'autre ou bien se rencontrer sur la ligne médiane en une symphyse. Cette ceinture est évidemment avant tout un support de nageoire. Lorsqu'elle est bien développée elle protège la cavité viscérale sous-jacente et peut aussi servir de point d'appui aux muscles ventraux qui passent en dessous d'elle et s'y attachent par leurs myoseptes. Ces muscles ont du reste un rôle peu important, ils servent à comprimer la cavité viscérale.

Chez beaucoup de Téléostéens la ceinture pelvienne subit une migration considérable et se porte en avant, pouvant atteindre et même dépasser le membre antérieur. Dans ce cas elle se rattache plus ou moins directement à la ceinture pectorale.

§ 2. — Squelette zonal des Tétrapodes.

Tandis que le squelette zonal des Poissons peut être considéré comme formé par des ceintures homogènes, c'est-à-dire ne comportant pas de pièces appartenant à d'autres parties du squelette — en dehors des os dermiques bien entendu — celui des Tétrapodes se complice par l'intervention de nouveaux éléments empruntés au squelette axial (côtes, sternum, pour la ceinture thoracique, colonne sacrée, pour la ceinture pelvienne). Ces nouveaux éléments contractent dans la plupart des cas des rapports si étroits avec les pièces de la ceinture proprement dite que l'ensemble ainsi formé ne peut être disjoint dans les descriptions, à cause de l'influence réciproque qu'exercent ses parties les unes sur les autres.

Les parties appartenant en propre aux ceintures, chez les Tétrapodes, sont typiquement au nombre de trois et sont disposées comme des rayons autour d'un point où elles se rencontrent en formant une cavité articulaire pour le stylo-pode du membre (cavité *glénoïde* pour la ceinture scapulaire, cavité *cotyloïde* ou *acetabulum* pour la ceinture pelvienne). De ces trois rayons, l'un est dorsal et vertical, c'est le *scapulum* à la ceinture antérieure, l'*ilium* à la ceinture postérieure. Les deux autres sont ventraux et horizontaux, ce sont : cranialement le *procoracoïde* = *pubis*, caudalement le *coracoïde* = *ischion*.

A. — Ceinture pectorale.

Chez les Urodèles la ceinture pectorale est constituée presque exclusivement par les trois pièces typiques. Le scapulum a la forme d'une large lame courbe, à concavité tournée médialement, et présente un pédicule qui se dirige vers la cavité glénoïde et une partie élargie qui se moule sur la paroi latérale et dorsale du corps, en se plaçant presque immédiatement au-dessous de la peau. La partie ventrale du scapulum s'ossifie et devient le scapulum proprement dit tandis que sa partie dorsale reste cartilagineuse et reçoit le nom de *suprascapulum*. Le *procoracoïde* est une lame aplatie qui se dirige cranialement dans la paroi ventrale du corps, sans s'unir à son homonyme du côté opposé. Le *coracoïde* est une plaque plus large, également disposée dans l'épaisseur de la paroi ventrale, mais qui s'étend fortement en dedans, dépassant même la ligne médiane de telle façon que les bords internes des deux coracoïdes se superposent légèrement l'un à l'autre, au lieu de s'affronter. Dans l'angle formé par les deux coracoïdes, du côté caudal, se place une pièce nouvelle, le *sternum*. Ce dernier, bien différent de celui des Amniotes qui est toujours formé par la partie distale d'un certain nombre de côtes fusionnées en une pièce impaire, naît chez tous les Amphibiens qui ne possèdent jamais de côtes, par chondrification des interstices fibreux des muscles droits de l'abdomen. Il doit être rattaché par conséquent à certains myoseptes de ces muscles et aussi au septum médian.

Chez les Amphibiens Anoures la disposition est fondamentalement la même, toutefois le *procoracoïde* vient s'unir à son congénère sur la ligne médiane; il forme une lame cartilagineuse étroite, séparée du coracoïde en arrière par une large fenêtre, puis chez l'adulte il est presque entièrement remplacé par une baguette osseuse d'origine dermique, la *clavicule* qui se substitue à lui. Le coracoïde s'ossifie dans sa partie juxta-glénoïdienne, tandis que sa partie médiale reste cartilagineuse et forme l'*épicoracoïde*. L'articulation des deux coracoïdes entre eux se présente avec deux aspects différents qui ont servi à diviser les Anoures en deux catégories. Dans le premier type les deux *épicoracoïdes* se croisent et chevauchent l'un sur l'autre, comme chez les Urodèles; ils s'articulent donc lâchement et peuvent glisser légèrement l'un sur l'autre, c'est le

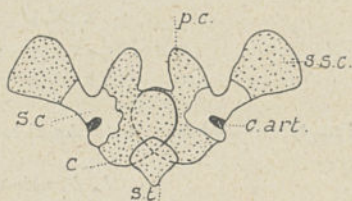


FIG. 122. — Ceinture pectorale d'une Salamandre terrestre, d'après BOAS.

Vue par la face ventrale, le scapulum ramené sur le même plan ventral que les autres parties de la ceinture.

c., coracoïde; — c. art., cavité articulaire; — p. c., procoracoïde; — sc., scapulum; — s. sc., suprascapulum; — st., sternum.

type *arcifère* (Crapauds). Le sternum est comme chez les Urodèles. Dans le second type les deux épioracoïdes s'affrontent l'un à l'autre sur la ligne mé-

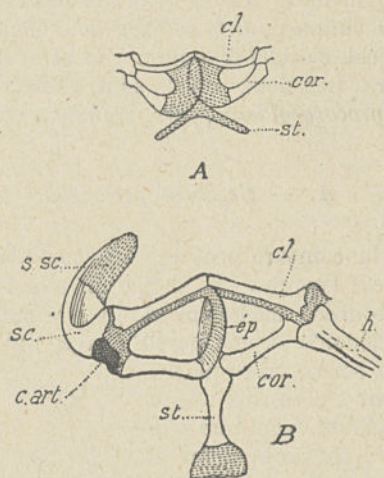


FIG. 123. — Ceintures pectorales d'Amphibiens Anoures, type *arcifère*, vues par la face ventrale, d'après GADOW.

A, *Bombinator igneus*. — B, *Bufo vulgaris*.

c. art., cavité articulaire; — cl., clavicule; — cor., coracoïde; — ép., épioracoïde;
— h., humérus; — st., sternum.

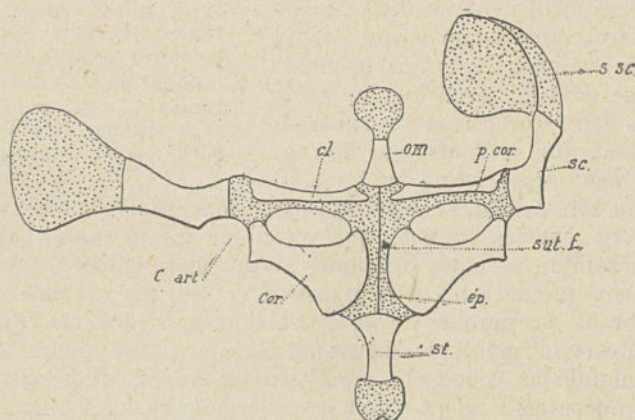


FIG. 124. — Ceinture pectorale de Grenouille, vue par la face ventrale, le scapulum du côté droit ramené dans le plan ventral où se trouvent les coracoïdes.

c. art., cavité articulaire; — cl., clavicule; — cor., coracoïde; — ép., épioracoïde; — om., omosternum; — p. cor., procoracoïde (disparu chez l'adulte); — sc., scapulum; — s. sc., suprascapulum; — st., sternum; — sut. f., suture médiane (type *firmisternien*).

diane et donnent une articulation solide, immobile, c'est le type *firmisternien* (Grenouilles). Le sternum présente dans ce cas une disposition particulière. Il forme en arrière des épioracoïdes une tige osseuse, courte, terminée par une

lame cartilagineuse très mince, foliacée (appendice xyphoïde), et il existe cranialement une tige semblable dont les homologues sont incertaines, c'est l'*omosternum* (WIEDERSHEM). Chez les Stégocéphales la ceinture thoracique comprenait en outre des os dermiques puissants au nombre de trois : un *épisternum*, plaque losangique placée dans la partie craniale de la paroi ventrale et accompagnée latéralement de deux autres pièces, les *clavicules*.

Les conditions de la ceinture thoracique des Amphibiens sont bien différentes de celles observées chez les Poissons. Ici son rôle de support du membre ou mieux de support du corps par le membre est bien évident; de là sa forme en ceinture, sa disposition en larges lames qui reçoivent le corps dans leur concavité. La partie dorsale de la ceinture n'est reliée à la colonne que par des muscles ou des ligaments, il n'y a jamais d'articulation directe par des pièces squelettiques, mais la suspension est cependant bien assurée. La ceinture ne sert plus à l'insertion des muscles latéraux qui ont régressé (voy. Sy-t. musculaire), mais elle donne attache à des muscles qui la reliaient au corps et à d'autres qui se portent sur le membre antérieur. Son rôle de protecteur des viscères est absolument conservé et même développé. Lorsqu'on examine la ceinture pectorale d'une Grenouille, en regardant le squelette d'en avant, on est frappé de l'analogie que cette ceinture présente avec une cage thoracique, analogie d'autant plus grande que le scapulum est courbé comme le seraient les côtes si elles existaient, et que la clavicule et le coracoïde sont des os styliformes, étroits, d'apparence costiforme. Il est bien évident qu'en l'absence de côtes la ceinture thoracique forme ici à elle seule, ou avec l'aide d'un sternum peu important la cage protectrice des viscères pectoraux.

Dans l'impossibilité de décrire ici les nombreuses formes que peut revêtir la ceinture pectorale des Reptiles si riches en types divers, nous renvoyons à la III^e partie en donnant simplement quelques faits se rapportant aux types actuels.

Les Chéloniens fournissent le modèle le plus simple — on dit quelquefois typique, — des ceintures des Amniotes, mais cela ne peut s'entendre que subjectivement, la présence d'une carapace permettant des réductions des ceintures incompatibles avec l'organisation normale et par conséquent non initiales. Les pièces typiques ont ici la forme de baguettes osseuses ou de phalanges, et sont recouvertes secondairement par la carapace (voy. p. 641). A la ceinture pectorale il n'y a point de sternum, point de clavicules, et à la ceinture pelvienne le rôle de la colonne sacrée est très subordonné. En dehors de ce cas très particulier on peut dire que, d'une manière générale, la ceinture pectorale des Reptiles est composée typiquement des trois pièces fondamentales — le procoracoïde peut être rudimentaire ou même manquer (Sauriens) — auxquelles s'ajoutent un *sternum costal*, un *épisternum* et des *clavicules*. Le sternum formé par l'union des parties distales des premières côtes thoraciques est généralement court, losangique; il porte un petit nombre de côtes seulement et s'articule solidement avec les deux coracoïdes et les épicoïdes en avant. L'*épisternum* est un os de membrane plat, losangique qui s'accôle à la face ventrale de la ceinture s'étendant à la fois sur une partie du sternum et sur l'articulation des coraco-épicoïdes qu'il peut dépasser largement en avant. Il est prolongé latéralement par deux processus grêles qui vont se placer derrière les clavicules. Ces dernières s'étendent sur le bord cranial de la ceinture, elles laissent généralement entre elles et les coracoïdes une fenêtre plus ou moins large.

La ceinture thoracique disparaît totalement chez les Serpents, elle subit aussi de grandes régressions chez les Sauriens dépourvus de membres, mais elle y est toujours représentée avec un développement variable. Elle forme un plastron assez large et comprend les pièces typiques : scapulum (réduit), coracoïde, sternum, clavicule, chez divers Sauriens totalement dépourvus de membres antérieurs, notamment chez l'Orvet (*Anguis fragilis*); elle est représentée par une mince bande transversale dans laquelle on a cherché à retrouver le scapulum, le coracoïde et le sternum chez *Acontias niger*. Chez *Amphisbaena fuliginosa* elle ne forme plus que deux pièces distinctes élargies du côté ventral et séparées l'une de l'autre, chez *Acontias meleagris* ce ne sont plus que deux petits osselets étroits.

Chez les Oiseaux la ceinture scapulaire est composée des mêmes pièces

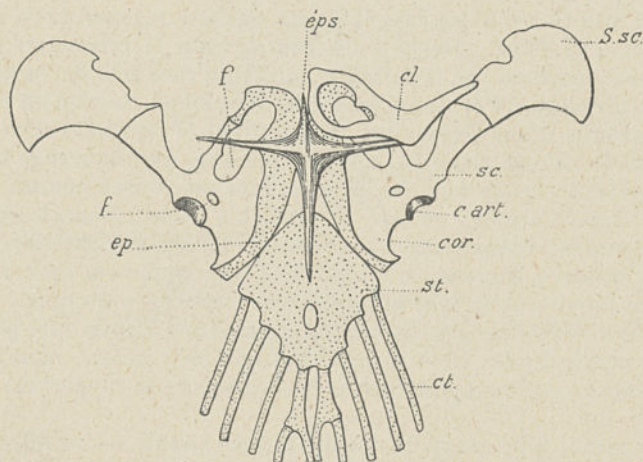


FIG. 125. — Ceinture scapulaire de Lacerta, d'après Boas.

c. art., cavité articulaire; — cl., clavicule (enlevée du côté gauche de la figure); — cor., coracoïde; — ct., côtes; — ép., épico-racoïde; — ép.s., épisternum; — f., fenêtres dans le coracoïde; — sc., scapulum; — S. sc., suprascapulum; — st., sternum.

que chez les Sauriens, sauf l'épisternum qui manque, mais leur arrangement est grandement modifié par l'adaptation au vol. Les parties dorsale et ventrale de la ceinture, au lieu de rester à peu près dans un même plan transversal ou dans une même zone, se plient en formant un angle plus ou moins aigu, ouvert caudalement, au sommet duquel se trouve la cavité glénoïde transportée ainsi fortement en avant et en haut (dorsalement). De cette façon le point d'appui du membre qui porte le corps dans le vol est placé au-dessus du centre de gravité du corps. Le scapulum, étroit, en forme de sabre, s'étend horizontalement d'avant en arrière sur toute la cage thoracique et jusque sur l'extrémité craniale de l'ilion. Le procoracoïde manque ou n'existe qu'à l'état rudimentaire chez les Ratités seulement. Le coracoïde, semblable à une colonne aplatie, est dirigé de haut en bas et d'avant en arrière. Son extrémité ventrale s'articule avec le bord cranial du sternum. Ce dernier est un os large, aplati, en forme de plastron quadrilatère dont le bord caudal présente des échancrures variables; il est muni le plus souvent sur sa face ventrale d'une crête

médiane saillante (*bréchet*), diminuant graduellement de hauteur d'avant en arrière pour se terminer à rien. Le bréchet manque chez les Ratités, il sert à l'insertion des muscles grands pectoraux. Les clavicules ne s'articulent point avec le sternum mais se soudent entre elles sur la ligne médiane et forment une sorte de fourchette (*furcula*), ressort résistant qui maintient constant l'écartement des deux cavités glénoides qui tendent à se rapprocher l'une de l'autre dans l'effort du vol.

A part l'absence ou la présence d'un bréchet on observe peu de différences dans la composition de la ceinture scapulaire des Oiseaux. Partout elle est faite sur le même modèle et témoigne fortement que l'adaptation originelle au vol est la caractéristique de tous ces êtres, même de ceux qui sont maintenant

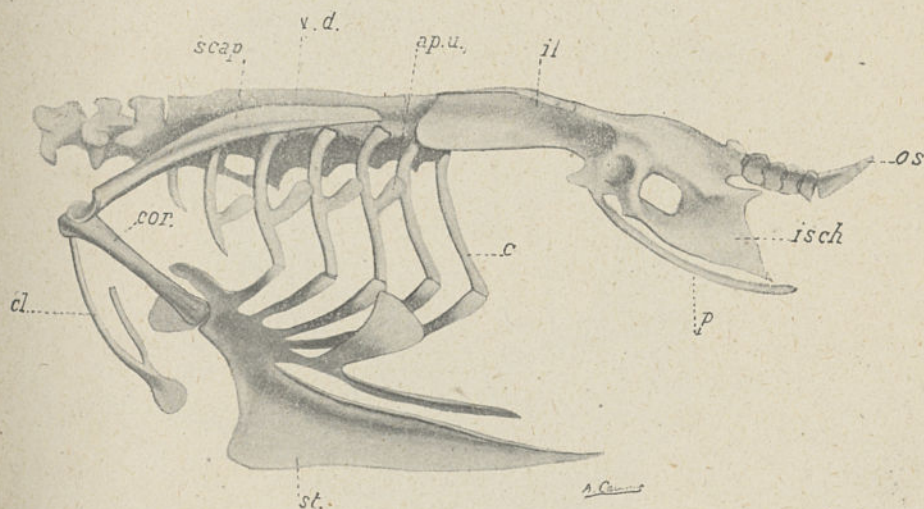


FIG. 126. — Moitié gauche du squelette du tronc d'un Poulet.

ap. u., apophyse uncinée d'une côte; — c., côte; — cl., clavicule; — cor., coracoïde; — il., ilion; — isch., ischion; — o.s., os en soc de charrue; — p., pubis; — scap., scapulum; — st., sternum; — v. d., vertèbres dorsales soudées.

incapables de voler (voy. III^e partie, p. 659). Dans ce modèle de ceinture le scapulum et le coracoïde ont perdu le rôle de protecteurs des viscères, de portion de la cage thoracique, qu'ils remplissaient encore largement chez tant de Reptiles, pour devenir uniquement les suspenseurs du corps à l'aile, ils constituent les liens établis entre celle-ci et le reste de l'animal. Le rôle de protection est tout entier dévolu au sternum et aux côtes; il est très manifeste pour ces dernières qui sont larges, aplaties et munies d'un processus unciné.

Chez les Mammifères on observe deux types bien distincts de ceinture thoracique : le premier offre des caractères reptiliens très marqués, il se rencontre chez les Monotrèmes (Protothériens); le second est propre aux Euthériens et se rencontre chez tous ces derniers.

Chez les Monotrèmes il existe un scapulum très développé et qui forme une partie des parois latérales du squelette thoracique. On trouve ensuite un coracoïde et un épico-racoïde qui viennent s'unir entre eux sur la ligne médiane et

s'articuler en arrière avec le sternum. Il n'y a pas de procoracoïde; ventralement au coracoïde existe une large pièce en T, dont les prolongements latéraux se placent derrière les clavicules et que l'on a parfois comparée à un épisternum. Les clavicules sont fortes, elles s'articulent avec le scapulum en dehors, avec l'épisternum en dedans. Elles laissent entre elles et le coracoïde une fenêtre plus ou moins large. Le sternum est formé par les côtes. Il est composé d'une série d'articles répondant généralement à chaque paire de côtes. Dans une telle ceinture l'orifice cranial de la cage thoracique est donc

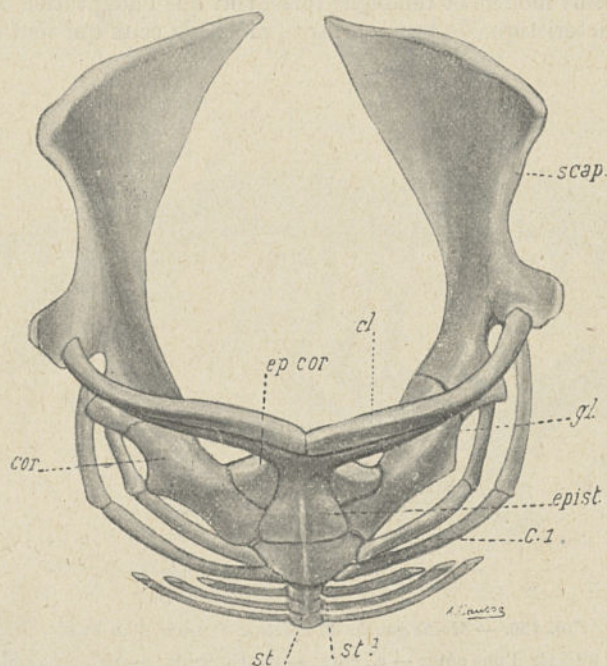


FIG. 127. — Ceinture pectorale de l'Échidné, vue par son bord cranial, grossi deux fois.

C. 1, première côte; — cl., clavicule; — cor., coracoïde; — ép. cor., épico-racoïde; — épist., épisternum; — gl., cavité glénoïde; — scap., scapulum; — st., sternum; — st.¹, première pièce du sternum.

circonscrit non par les côtes, mais par la ceinture elle-même comme chez les Reptiles.

A partir des Marsupiaux la disposition change tout à fait, la cage thoracique s'émancipe de la ceinture et elles deviennent toutes deux beaucoup plus indépendantes l'une de l'autre qu'elles ne l'étaient jusqu'alors. Le scapulum, aplati, se place en dehors des côtes. Les parties ventrales de la ceinture (coracoïde et procoracoïde) avortent complètement ou en tous cas ne viennent jamais au contact l'une de l'autre sur la ligne médiane. Elles sont représentées seulement par une apophyse du scapulum que l'on regarde tantôt comme un procoracoïde, tantôt comme un épico-racoïde. La ceinture thoracique n'est complétée ventralement que par les clavicules, lorsque celles-ci existent, et,

comme la première paire de côtes forme maintenant l'orifice antérieur de la cage thoracique, les clavicules ont perdu la part qu'elles prenaient à cette formation chez les Reptiles et chez les Monotrèmes et doivent plutôt être considérées comme des écarteurs de la cavité glénoïdienne que comme des composantes de la ceinture thoracique, la fonction de ceinture étant entièrement passée à l'appareil costal. D'ailleurs les clavicules manquent dans nombre de types où l'extrémité glénoïdienne de l'omoplate peut exécuter des mouvements assez étendus.

Il ne manque pas chez les Mammifères de formations plus ou moins rudimen-

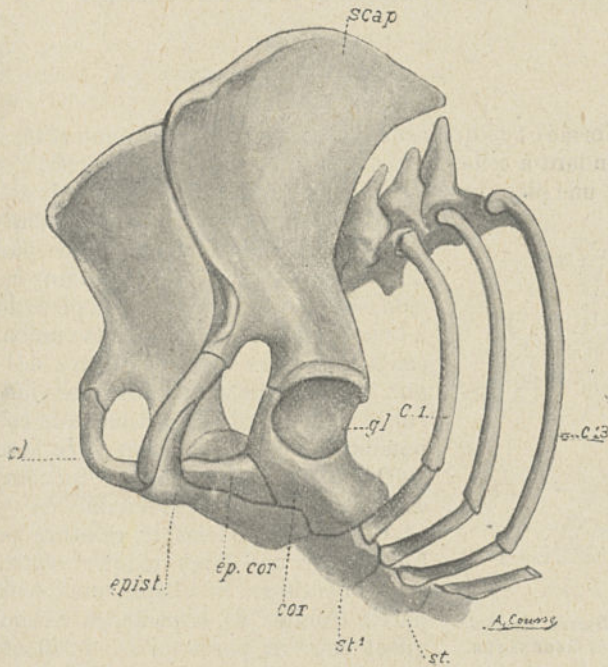


FIG. 128. — Ceinture pectorale et premières côtes de l'Échidné, vues latéralement, grossi deux fois.

C.1., c.3, première et troisième côtes; — cor., coracoïde; — cl., clavicule; — ép. cor., épico-racoïde; gl., cavité glénoïde; — scap., scapulum; — st., sternum; — st.1, première pièce du sternum.

taires à comparer à l'épisternum. Telles sont la volumineuse pièce en T de la ceinture des Monotrèmes, d'autres pièces plus petites ou enfin des osselets séparés (suprasternalia, ménisques sterno-claviculaires de l'Homme), mais les homologies de ces pièces avec ce qui existe chez les Reptiles sont très douteuses, et comme l'a fait remarquer GEGENBAUR, elles sont situées non pas ventralement au sternum, comme l'épisternum des Reptiles qui est un os de recouvrement, mais cranialement à lui; il propose pour cela d'appeler *prosternum* l'ensemble des formations qui font partie de ce groupe, dans lequel WIEDERSHEIM fait rentrer le prétendu épisternum des Monotrèmes.

Le sternum des Mammifères est composé typiquement d'autant de segments (sternèbres) qu'il comprend de paires de côtes s'abordant directement; ces dernières sont toujours plus nombreuses que chez les Reptiles. Les ster-

nèbres peuvent se souder plus ou moins complètement les unes aux autres (Primates) et le sternum devient un os formé de deux ou de trois pièces seulement chez l'adulte.

La disposition caractéristique de la ceinture thoracique des Euthériens, c'est donc sa libération d'avec la portion antérieure de la cage thoracique qu'elle n'enchaîne plus dans sa rigidité comme elle le faisait chez les Tétrapodes inférieurs, et qui, devenue indépendante, peut effectuer dans sa totalité des mouvements rythmés d'expansion et de resserrement indispensables à une ventilation pulmonaire rapide. Chez les Reptiles la partie antérieure de la cage thoracique ne peut jamais participer à de tels mouvements.

B. — Ceinture pelvienne.

Elle est formée typiquement de trois pièces de chaque côté, ilium, pubis, ischion, répondant à celles de la ceinture scapulaire, auxquelles s'ajoute parfois cranialement une pièce impaire ou en Y, l'épipubis, comparable au sternum des Amphibiens et développé comme lui dans le septum sagittal ventral et les myoseptes correspondants. De plus, sauf dans certains cas de régression, elle s'unit toujours par sa pièce dorsale (ilium) à la colonne vertébrale, et cette union, qui se consolide à mesure que l'on s'élève des Amphibiens aux Mammifères, est si intime, elle influe tellement sur la structure de la portion de la colonne correspondante, que celle-ci forme avec la ceinture, chez les Oiseaux et les Mammifères, un complexe osseux de haute importance, le bassin.

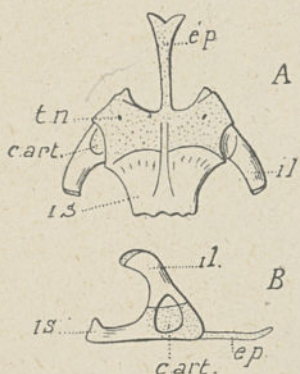


FIG. 129. — Bassin de Salamandre, d'après GEGENBAUR.

A, vu par la face ventrale. — B, de profil, du côté droit.

c. art., cavité articulaire; — ép., épipubis; — il., ilium; — is., ischion; — t. n., trou pour les nerfs.

Chez les Urodèles la ceinture pelvienne est formée par une large plaque ventrale cartilagineuse continue, la plaque pubo-ischiale dans la partie caudale de laquelle les ischions se distinguent souvent parce qu'ils s'ossifient seuls. Dans la partie craniale de cette plaque, répondant au pubis, on observe de chaque côté un trou pour le passage des nerfs (trou obturateur). Cette plaque porte à son extrémité ventrale un épipubis cartilagineux, souvent bifurqué à son extrémité craniale, et qui s'est développé dans les interstices liga-

menteux des muscles droits. Elle est réunie à la colonne par un ilium en forme de baguette, qui se dirige obliquement de bas en haut et d'avant en arrière pour s'articuler avec un processus latéral (côte) que porte la vertèbre sacrée unique. A cause de cette direction portant l'extrémité dorsale de l'ilium en arrière de la cavité cotyloïde, on dit que l'ilium est post-acétabulaire. La même disposition fondamentale se retrouve chez tous les Urodèles, l'espèce de cage formée autour des viscères par le concours de la ceinture et de la colonne est plus ou moins développée suivant les cas. Par régression, chez *Proteus* et *Amphiuma*, l'ilium ne s'unit pas à la colonne.

Chez les Anoures la ceinture subit du fait de l'adaptation au saut des modifications très intéressantes qui sont très nettes chez les Grenouilles. La pièce

pubo-ischiale sur laquelle porte l'effort des deux fémurs s'est contractée transversalement et au lieu de former une large plaque est devenue un prisme triangulaire à sommet ventral, à base dorsale, sur les côtés duquel sont creusées les cavités cotyloïdes; il n'y a pas de trou obturateur. L'ilion très long, en forme de baguette, est dirigé cranialement et vient s'articuler avec la côte de l'unique vertèbre sacrée. Celle-ci est placée dans une région très antérieure, et toujours en avant du plan transversal par lequel passe le centre de gravité du corps. Toute la portion post-sacrée de la colonne s'est atrophiée et transformée en une longue tige osseuse continue, le coccyx, ne renfermant de la moelle épinière que dans sa partie tout à fait antérieure, sur la longueur d'une ou de deux paires rachidiennes. Les deux ilions forment avec la plaque pubo-ischiale en arrière, la côte sacrée en avant, un quadrilatère très allongé au milieu duquel est placé le coccyx qui n'est pas contenu dans le même plan mais dans un plan plus dorsal, se réunissant en avant avec le précédent sous un angle très aigu. Lorsque les jambes se tendent dans le saut, leur effort est transmis à la vertèbre sacrée placée en avant du centre de gravité, l'animal est enlevé et projeté en avant, puis il retombe dans sa position naturelle. Sans cette transmission en avant du point d'application de la force impulsive, — le reste de l'organisation de l'animal demeurant ce qu'il est actuellement — il serait retombé sur le dos. Chez le têtard l'ilion est d'abord très court et vertical, au lieu d'être horizontal comme il le devient. L'acétabulum est alors placé à peu près au niveau de la neuvième vertèbre. Pendant la métamorphose, l'ilion s'allonge et devient horizontal (Dugès), l'acétabulum est reporté très en arrière des vertèbres auxquelles il correspondait et les nerfs de la jambe sortent du canal rachidien bien en avant de la racine du membre, formant une « queue de cheval » extra-rachidienne ou externe (voy. Syst. nerveux, p. 308).

Chez les Reptiles la plaque pubo-ischiale est bien différenciée en pubis et ischion qui sont séparés l'un de l'autre par un trou obturateur plus ou moins large et quelquefois énormément développé (certaines Tortues, Crocodiles). Il y a donc deux symphyse consécutives, la symphyse pubienne en avant, la symphyse ischiatique en arrière; toutes deux sont parfois réunies par une bande fibreuse ou cartilagineuse placée dans le plan sagittal. Il y a souvent un épipubis. Le trou servant au passage des nerfs est distinct du trou obturateur et perce le pubis chez *Sphenodon* et chez les Lézards. Chez les Tortues il se confond avec lui.

L'ilion forme, chez les Lézards, une simple baguette dirigée en arrière et qui s'articule avec une seule vertèbre sacrée.

Chez les Crocodiles la ceinture devient plus puissante. Les pubis dirigés très en avant de manière à soutenir le plancher abdominal sur une grande étendue, avec le concours des ischions, forment entre eux une large symphyse. L'ilion a une forme très particulière, il est élargi et aplati latéralement du côté dorsal, et porte sur son bord cranial une apophyse qui se développera plus tard chez d'autres Sauropsidés, donnant par exemple la partie préacétabulaire de l'ilion des Oiseaux. Sa partie ventrale présente deux apophyses séparées l'une de l'autre par un petit intervalle. La postérieure s'articule avec l'ischion comme l'antérieure parce que l'ischion envoie vers celle-ci un processus qui s'interpose entre elle et le pubis excluant ce dernier de la formation de l'acétabulum dont le fond, perforé, répond à l'intervalle compris entre les deux apophyses iliaques. La partie dorsale élargie de l'ilion s'articule non avec une mais avec deux vertèbres sacrées, donnant ainsi un point d'appui plus solide à la

ceinture; ces deux vertèbres ne sont point encore soudées, il n'y a point de vrai sacrum.

Celui-ci apparaît chez certains Reptiles fossiles (Voy. III^e partie); il est formé par la réunion ou la confluence en un os unique, chez l'adulte, d'un nombre plus ou moins considérable de vertèbres sacrées. La formation d'un sacrum, ou tout au moins la participation à l'articulation sacro-iliaque d'un nombre de vertèbres supérieur à deux est en rapport avec le développement de l'allure redressée opposée à l'allure reptilienne. Fournissant au corps un point d'appui résistant, cette articulation permet à celui-ci de s'élever au-dessus du sol et même d'acquiescer l'allure bipède. Celle-ci est obtenue, chez certains Reptiles, par le développement des ischions qui se prolongent en arrière et fournissent un bras de levier puissant aux muscles de la cuisse. Cette allure est favorisée d'ailleurs chez eux par l'énorme développement de la queue qui contrebalance le poids du train antérieur (*Iguanodon*).

Chez les Oiseaux le bassin est tout entier modelé sur l'allure bipède qui

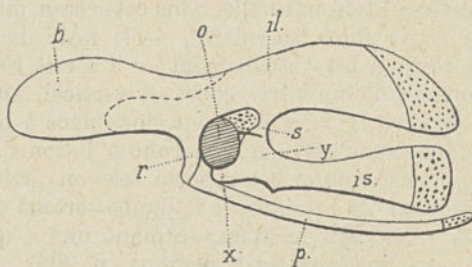


FIG. 130. — Moitié gauche d'un bassin de jeune Oiseau, d'après GEGENBAUR.

La partie ponctuée montre le cartilage, la partie b, située en avant de la ligne de traits, s'accroît sans participation du cartilage.

il., ilion; — is., ischion; — p., pubis; — o., cavité articulaire perforée; — r. s., apophyses de l'ilion entourant en partie la cavité articulaire; — x, y, apophyses de l'ischion autour de la cavité articulaire.

leur devient exclusive et qui ne peut jamais être aidée, dans la marche sur le sol, par les membres antérieurs car ceux-ci contrairement à ce qui se passe pour tous les autres Tétrapodes, ne peuvent plus être employés à ce travail. L'ilion s'étend prodigieusement en avant (partie préacétabulaire nouvelle) et en arrière de l'acétabulum, et partant d'un stade où il s'articule avec deux vertèbres sacrées seulement, chez l'embryon, il conquiert successivement un certain nombre de vertèbres placées en avant et en arrière de ces deux sacrées primordiales. Il peut ainsi absorber, pour la formation d'un sacrum, jusqu'à vingt-trois vertèbres, qui toutes se soudent entre elles formant une colonne osseuse continue, sur les bords de laquelle l'ilion s'implante solidement. La partie de l'ilion articulée avec le sacrum est à peu près horizontale et forme avec ce dernier une voûte pelvienne assez large à laquelle sont suspendus les viscères abdominaux et qui se termine en dehors à la partie latérale de l'ilion dont la direction change et devient à peu près verticale. Chez les Autruches au niveau de la cavité cotyloïde la partie horizontale de l'ilion est remplacée par une lame oblique qui, passant au-dessus de la colonne dorsale, va se souder à celle du côté opposé, formant entre les deux moitiés de la ceinture une arti-

culation plus résistante que celle des autres Oiseaux et en rapport avec le poids que ces os ont à supporter. Le diamètre transverse du bassin se rétrécit beaucoup en cet endroit et présente un étranglement marqué. L'ilion envoie, comme chez les Crocodiles, une apophyse en avant de la cavité acétabulaire qui est également perforée.

Le pubis et l'ischion au lieu de se diriger transversalement se portent en arrière, parallèlement l'un à l'autre, et se terminent librement sans former de symphyse. Toutefois, chez les Autruches, les pubis se recourbent fortement en dessous en une sorte de crochet dirigé cranialement qui s'unit à celui du côté opposé en formant une symphyse manifestement destinée à soutenir le poids des lourds viscères abdominaux. La disposition du bassin des Oiseaux est liée à l'allure bipède et au vol. La grande longueur de sa partie postacétabulaire fournit aux muscles postérieurs de la cuisse un bras de levier puissant pour maintenir relevé l'avant-train, et la longueur de la colonne soudée en sacrum,

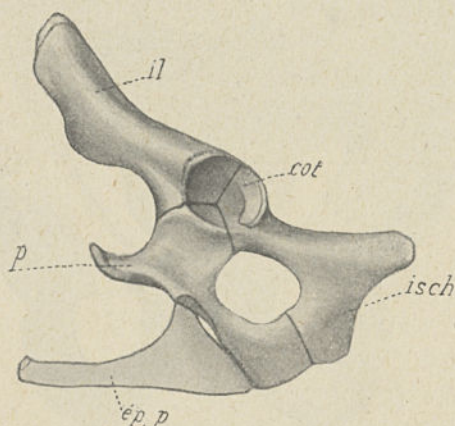


FIG. 131. — Moitié gauche du bassin d'un jeune *Ornithorhynque*, d'après Boas.
cot., cavité cotyloïde; — ép. p., épipubis (os marsupial); — il., ilion; — isch., ischion; — p., pubis.

rapprochée des soudures de la colonne thoracique, donne à tout le tronc la rigidité nécessaire à la marche bipède et au vol, en même temps qu'elle permet l'atrophie presque totale des muscles dorsaux, ce qui est une économie et favorise en même temps l'abaissement du centre de gravité nécessaire au vol.

Chez les Mammifères le bassin est formé par les trois pièces typiques. L'ilion a une direction préacétabulaire contrairement à celui des Reptiles. La cavité cotyloïde, à la formation de laquelle prend part d'habitude un os acétabulaire homologue de l'apophyse des Crocodiles, ne présente point de perforation. Le pubis joue un faible rôle dans sa formation. La double symphyse primitive du pubis et de l'ischion se rencontre chez les Monotrèmes, les Marsupiaux, chez beaucoup d'Ongulés, de Rongeurs, d'Insectivores et de Carnivores. Chez certains Insectivores et quelques Carnivores, mais surtout chez les Primates, la symphyse pubienne existe seule, l'ischion se borne à limiter en arrière le trou obturateur. Chez l'Homme les trois os du bassin forment à l'état adulte un ensemble unique dont les sutures ont disparu, l'os *innominé*.

Il y a seulement d'abord chez l'embryon, comme chez beaucoup de Reptiles

et les Oiseaux deux vertèbres sacrées, puis d'autres s'ajoutent, en arrière seulement, à celles-ci et forment en se fusionnant avec elles un os unique, le sacrum. Le sacrum comprend seulement deux vertèbres chez les Marsupiaux, il en a trois chez le Chien et le Chat, quatre chez le Bœuf, cinq chez l'Homme et peut en avoir huit et même neuf chez certains Tatous. Il ne s'articule avec l'ilion que par une ou deux de ses vertèbres et se prolonge librement en arrière de cette articulation, sur une longueur plus ou moins grande. La fusion des vertèbres sacrées paraît donc destinée plutôt à fournir un point d'appui solide aux muscles dorsaux et à ceux de la cuisse qui s'insèrent sur l'aponévrose sacro-iliaque qui en part, qu'à augmenter les surfaces d'articulation avec l'ilion. Toutefois

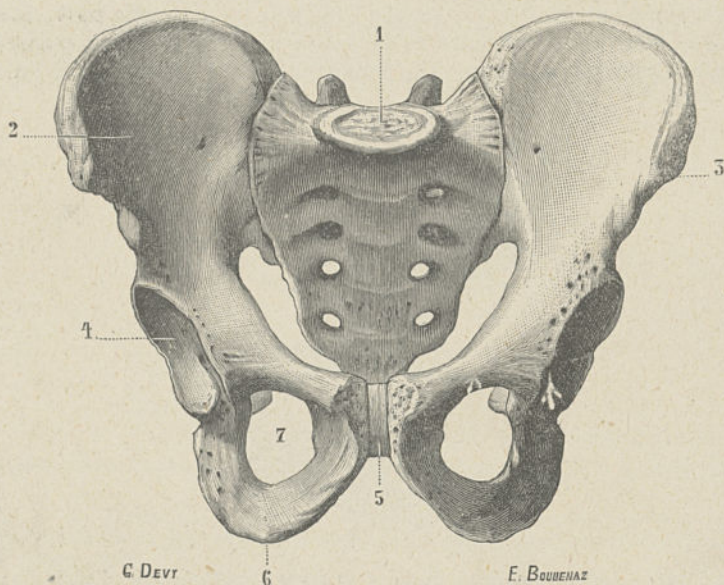


FIG. 132. — Bassin d'Homme, vu de face, d'après TESTUT.

1, sacrum; — 2, fosse iliaque interne; — 3, épine iliaque antéro-supérieure; — 4, cavité cotyloïde; — 5, symphyse pubienne; — 6, ischion; — 7, trou ischio-pubien ou trou obturateur.

chez les Tatous, le sacrum présente dans sa partie postérieure des apophyses latérales qui l'unissent avec les ischions.

La réduction de l'articulation ilio-sacrée par rapport à celle des Oiseaux s'explique par la diminution du rôle du sacrum qui n'a plus à supporter seul le poids de toute la colonne, et la fusion en un sacrum des vertèbres qui ne participent pas à cette articulation sacro-iliaque trouve sa raison d'être dans la nécessité de fournir une large surface d'insertion — rendue plus solide par la confluence de plusieurs vertèbres — à la fois aux muscles sacro-lombaires chargés de maintenir la colonne présacrée et de la soulever au besoin, et aux muscles de la croupe qui peuvent relever la colonne en la faisant basculer autour de l'articulation coxo-fémorale. MAX WEBER a fait remarquer que la disposition du sacrum et le nombre de ses vertèbres ne s'expliquaient pas simplement par son rôle mécanique d'instrument de soutien de la colonne vertébrale, car il est moins

développé chez de grandes espèces où il joue cependant un rôle important (Cheval, cinq vertèbres), que dans des espèces de petite taille où les efforts qu'il a à donner sont bien minimes (Tatou, neuf vertèbres). Cela est évident, mais il faudrait, pour interpréter convenablement la valeur du sacrum, connaître exactement toutes les fonctions auxquelles doit faire face le bassin et en même temps tenir compte de la suppléance que peuvent fournir au sacrum certains organes dans l'accomplissement de ses fonctions. Ainsi le sacrum du Kangourou géant est fort peu développé, mais la queue énorme le supplée en quelque sorte en faisant jusqu'à un certain point équilibre à la partie antérieure de la colonne qui n'a plus besoin d'être soulevée par l'intermédiaire des muscles agissant sur la partie caudale du sacrum, laquelle a pu disparaître. De même, lorsqu'on considère le bassin si vaste des Tatous, on est naturellement porté à croire qu'il s'agit ici d'une cage protectrice particulière pour les viscères et qui, pour s'étendre dans toutes ses dimensions a dû nécessairement réclamer un sacrum allongé et formé de nombreuses vertèbres.

Chez les Monotrèmes et les Marsupiaux des deux sexes existent les os marsupiaux (épipubis) d'abord continus avec la symphyse pubienne, puis séparés d'elle par une articulation complète. Ils dérivent certainement de l'épipubis des Amphibiens qui se montre ainsi comme une des pièces les plus durables du bassin (WIEDERSHEIM), conservée chez les Mammifères inférieurs à cause de son rôle dans la génération (soutien de la bourse marsupiale).

Pour la bibliographie du squelette zonal, voyez après l'article Squelette des membres.

IV. — SQUELETTE DES MEMBRES

On examinera ici à la fois le squelette des membres pairs et celui des membres impairs, bien que tous deux ne proviennent peut-être pas de la même source et que le squelette des pinnæ, contrairement à celui des membres pairs, soit à rattacher au squelette axial. Mais les ressemblances ontogéniques et structurales qui existent entre les deux sortes de nageoires aussi bien que les vues de certains auteurs sur leur origine commune nécessitent ce rapprochement.

§ 1. — Nageoires impaires.

Le squelette des nageoires impaires est formé de deux parties principales : 1^o de rayons internes ou basaux, cartilagineux ou osseux ; 2^o de rayons externes constitués par des filaments cornés fins et nombreux (ceratotrichia) ou par des os dermiques plus épais et moins nombreux (actinotrichia).

Les rayons externes des pinnæ, qui se retrouvent aussi dans les nageoires paires, ont une grande importance fonctionnelle parce qu'ils forment avec la peau une grande partie de la surface des membres, mais en tant que productions dermiques leur valeur morphologique est moindre que celle des rayons internes qui appartiennent au squelette général. Les filaments cornés s'observent chez les Elasmobranches, les rayons dermiques osseux se rencontrent chez les autres Poissons et se présentent sous deux formes, celle des rayons mous, celle des

rayons osseux. Ces derniers sont des épines rigides, continues, plus ou moins longues et fortes; ils caractérisent les nageoires impaires de certains Téléostéens (Acanthoptérygiens). Les rayons mous sont constitués par de courts osselets dermiques alignés en tiges souvent bifurquées et élargies à leur extrémité distale, et présentant une certaine souplesse comparée à la rigidité des précédents.

Les rayons internes s'enfoncent profondément dans le septum médian. Chez les Sélaciens ils sont à demi enfouis dans l'épaisseur du corps, à demi saillants dans la nageoire. Ils n'atteignent pas la colonne vertébrale ou ses appendices, sauf à la nageoire caudale au niveau de laquelle ils contractent des rapports étroits avec les formations axiales. Plusieurs rayons peuvent souvent s'unir en plaques plus ou moins larges lorsqu'ils soutiennent une nageoire puissante. Chez les Téléostéens ils sont osseux, entièrement enfouis dans le septum médian et placés entre les apophyses épineuses des vertèbres, d'où leur nom d'*inter-épineux*. Leur nombre est indépendant de celui des segments et il peut y en avoir plusieurs entre deux apophyses épineuses consécutives.

L'origine du squelette des pinnæ a donné lieu à diverses discussions. Pour les uns il appartient en propre aux nageoires et représente le squelette des appendices qui ont donné naissance à ces dernières. Pour d'autres, il doit être rattaché au squelette axial parce que les rayons ventraux de la nageoire caudale sont continus avec les ébauches des rayons hémaux (GEGENBAUR). Cette opinion est acceptée par BRAUS qui n'admet pas la continuité de l'ébauche des nageoires paires et impaires et qui fait ressortir certaines différences dans l'évolution de ces deux sortes de membres, notamment le fait que les myotomes au lieu de fournir à la nageoire impaire deux bourgeons chacun, comme ils le font pour les ptérygia, en donnent trois ou quatre.

Le développement des rayons ne laisse guère voir leur dépendance du squelette axial ni la métamérie primitive que leur attribuent certains auteurs. Ils se développent là où ils devront être plus tard et sous la forme qu'ils auront, en plaque s'ils doivent en former une, en rayons isolés s'ils doivent être séparés, mais leurs muscles et leurs nerfs sont métamériques à leur origine comme les éléments (myotomes, paires rachidiennes) dont ils proviennent.

La nageoire caudale des Poissons qu'il faut décrire avec les nageoires impaires, présente trois formes principales : 1^o diphycerque, 2^o hétérocerque, 3^o homocerque.

Par nageoire diphycerque on entend celle dans laquelle la colonne vertébrale et ses muscles se prolongent en ligne droite jusqu'à l'extrémité de la queue et la divisent en deux lobes, dorsal (épichordal) et ventral (hypochordal) absolument égaux. On considère généralement la nageoire diphycerque comme le type primitif, parce qu'elle rappelle tout à fait les formes embryonnaires (repli cutané impair continu de dimensions égales et colonne vertébrale horizontale sur toute sa longueur); de plus on la rencontre chez certains Poissons paléozoïques primitifs tels que *Pleuracanthus*. Mais on l'observe aussi chez certains Poissons anguilliformes actuels appartenant à des groupes divers (Cyclostomes, Ganoïdes, Dipneustes, Téléostéens), et DOLLO a fait remarquer que chez ces espèces, elle ne pouvait être un prolongement direct de l'état primitif, car leurs ancêtres étaient pourvus de queues hétérocerques. Il s'agit donc ici d'une diphycercie secondaire, acquise à nouveau par adaptation au genre de vie. Dans ce cas DOLLO propose d'employer le nom de *géphyrocercie*.

Les nageoires hétérocerques sont caractérisées par un relèvement de l'extré-

mité de la colonne vertébrale ou mieux de l'extrémité du corps tout entière qui, accompagnée de ses muscles et de sa peau passe dans le lobe supérieur de la queue. Les rayons épichordaux sont très courts; les hypochoordaux, au contraire, sont très développés et constituent la majeure partie de la nageoire. Les deux lobes de cette dernière sont fort inégaux, le dorsal se laissant reconnaître aisément à son épaisseur plus grande due à la présence de la colonne, le ventral plus mince étant constitué seulement par les rayons. C'est la structure différente des lobes dorsal et ventral, et non pas seulement l'inégalité extérieure des

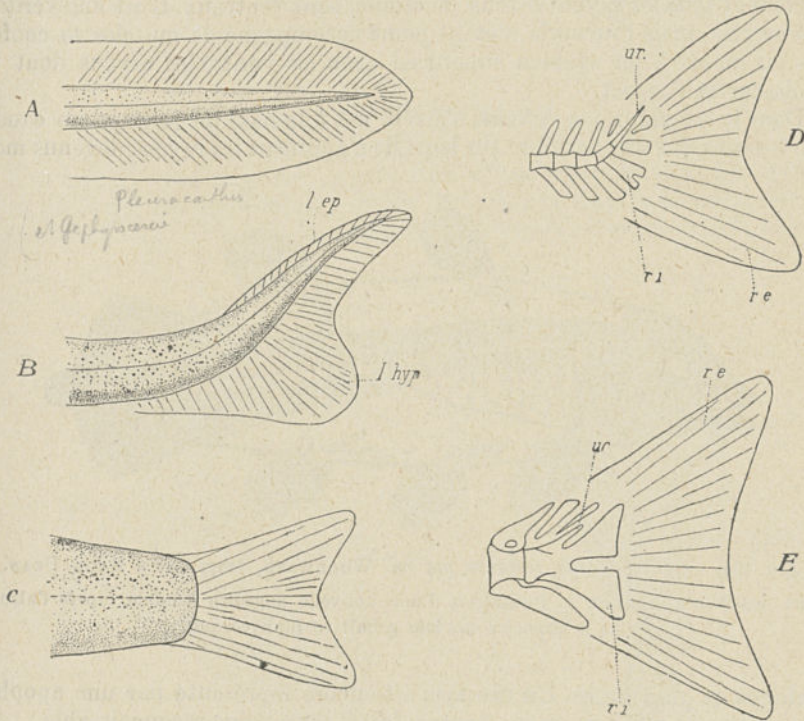


FIG. 133. — Les différents types de nageoire caudale (schématique).

A, nageoire diphycerque. — B, nageoire hétérocerque. — C, nageoire homocerque. — D et E, terminaison de la colonne vertébrale dans deux nageoires homocerques, pour montrer les traces de leur hétérocercie primitive.

l. ép., lobe épichordal; — l. hyp., lobe hypochoordal; — r. e., rayons externes de la nageoire; — r. i., rayons internes; — ur., urostyle.

deux lobes, qui constitue l'hétérocercie, car des nageoires hétérocerques peuvent avoir leurs deux lobes parfaitement égaux dans leurs contours (certains Sélaciens paléozoïques, *Cladoselachus*).

On appelle homocerques les nageoires caudales dont les deux lobes égaux ou subégaux, de structure semblable, sont uniquement formés de rayons ou de pièces qui leur ressemblent, et ne renfermant jamais un prolongement de la colonne vertébrale accompagné de ses muscles. Cette définition un peu longue est nécessaire pour bien préciser. En effet, le mot homocerque pris étymologiquement pourrait induire en erreur car ces nageoires ne sont jamais, stric-

tement parlant, formées de deux lobes semblables ni égaux, et leur structure n'est jamais symétrique par rapport à l'axe de la colonne supposé prolongé pour former leur axe propre. Les nageoires homocerques peuvent se diviser en deux catégories; celles qui présentent encore des traces très nettes d'une hétérocercie ancestrale, celles qui n'en présentent presque plus.

Les premières comprennent, comme chez les Sélaciens, un prolongement de la colonne relevé dans le lobe dorsal, mais ce prolongement est très mince, le plus souvent insegmenté, et présente la forme d'un stylet (urostyle) dérivé de la fusion de plusieurs corps vertébraux. L'urostyle occupe le bord dorsal de la nageoire et tous les rayons osseux de celle-ci sont ventraux. C'est une véritable hétérocercie, mais l'urostyle n'étant point accompagné de muscles se confond plus ou moins à un examen superficiel avec les véritables rayons dont il a l'épaisseur et l'aspect.

Dans le second cas la colonne s'arrête net à la base de la nageoire caudale et se termine par une vertèbre sur laquelle s'appuient les rayons devenus moins

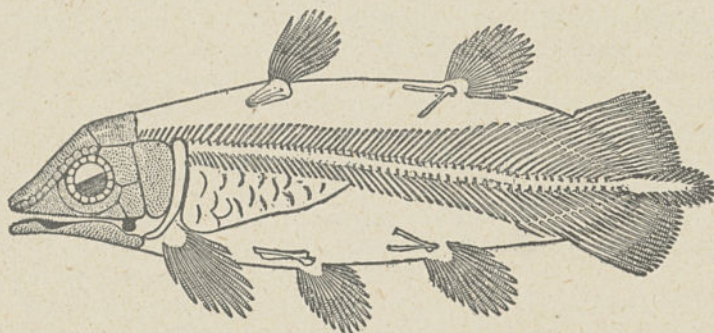


FIG. 134. — *Undina gulo*, restauré par SM. WOODWARD, emprunté à BASH. DEAN.

Figure destinée à montrer la formation d'une nouvelle nageoire caudale, après l'atrophie de la nageoire caudale primitive diphycerque.

nombreux et plus larges. Un urostyle est encore représenté par une apophyse de la vertèbre terminale, mais d'autres fois il est à peine reconnaissable.

Les nageoires hétérocercues et homocerques prennent naissance en partant de la nageoire diphycerque sur laquelle elles offrent un avantage marqué au point de vue de la force. La nageoire diphycerque est en effet faible, la queue longue et mince manque de force à son extrémité parce que les rayons de sa lame natatoire reçoivent l'impulsion de muscles très peu développés. Si au contraire la lame natatoire se formait plus en avant, à un point où la section du corps est plus large et où par suite les muscles sont plus développés, elle pourrait donner un effort bien plus puissant. Ce déplacement cranial de la nageoire s'opère suivant deux procédés : dans un cas, à une certaine distance de la terminaison de la queue quelques-uns des rayons du lobe ventral de la nageoire primitive deviennent plus forts et par leur accroissement même repoussent en haut l'extrémité de la colonne vertébrale qui se relève plus ou moins fortement; le type hétérocercue est constitué, les rayons agrandis deviennent les moteurs principaux et comme ils sont placés avant la terminaison de la colonne ils reçoivent l'action de muscles plus puissants.

Dans l'autre cas une caudale homocerque est formée par la coalescence de deux nageoires impaires, une dorsale et une ventrale, qui se substituent à l'extrémité diphycerque primitive, laquelle a subi une atrophie plus ou moins complète. Certains Poissons fossiles montrent un bon exemple de ce processus; l'extrémité effilée et diphycerque de la queue est conservée, mais elle est très grêle par rapport aux parties voisines et les nageoires dorsale et anale bien développées tendent à se joindre en arrière de cette queue primitive qu'elles débordent en partie, mais qui reste encore au milieu d'elles (fig. 134). Comme dans le cas précédent les muscles moteurs de la queue appartiennent à une tranche épaisse du corps et ont par suite une plus grande puissance.

§ 2. — Nageoires paires.

Le squelette des nageoires paires diffère beaucoup suivant les groupes. Nous décrirons comme formes initiales trois types empruntés aux Poissons primitifs. Ce sont : 1^o la nageoire unisériée des Sélaciens actuels ; 2^o la nageoire

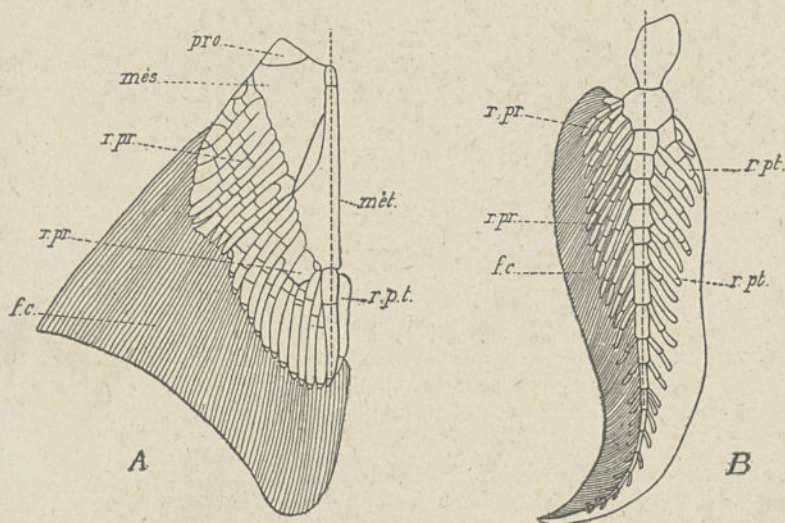


FIG. 135. — A, nageoire unisériée (Heptanchus); — B, nageoire bisériée (Ceratodus), imité des auteurs.

La ligne verticale de tirets indique l'axe du membre; le bord placé à la gauche du lecteur est le bord cranial.

f. c., filaments cornés; — més., mésoptérygium; — mét., métaptérygium; — pro., proptérygium; — r. pr., rayons préaxiaux; — r. pt., rayons post-axiaux.

bisériée du *Ceratodus*; 3^o la nageoire à rayons parallèles d'un Sélacien paléozoïque (*Cladoselachus*).

La nageoire unisériée des Sélaciens comprend des pièces basales plus larges continuées distalement par des rayons allongés ou courts et dans ce cas formant comme une mosaïque de petites pièces emboîtées les unes à côté des autres. Les rayons d'une même rangée sont réunis entre eux par du fibrocartilage formant synarthrose. Il n'y a pas de cavité articulaire.

Les pièces basales sont au nombre de trois : le proptérygium, le mésoptérygium et le métaptérygium. Ce dernier, qui occupe le bord caudal, est le plus développé. Il constitue un fort rayon cartilagineux, élargi distalement et qui se continue par un rayon principal bisegmenté situé dans son axe. Le reste du métaptérygium porte une série de rayons plurisegmentés qui forment une grande partie de la nageoire. Le mésoptérygium est une pièce large munie de rayons nombreux, parallèles entre eux; le proptérygium est plus ou moins réduit. L'axe du membre passe par le métaptérygium et le rayon qui le prolonge, tous les rayons sont donc situés du même côté de l'axe et en réalité préaxiaux, le membre est unisérié. Toutefois on observe à côté du rayon axial un rayon unique placé de l'autre côté de l'axe, c'est-à-dire postaxial. L'existence de ce rayon permet de concevoir un rapprochement entre le membre unisérié et le type bisérié.

Ce dernier, très répandu à l'époque paléozoïque, est encore représenté de nos

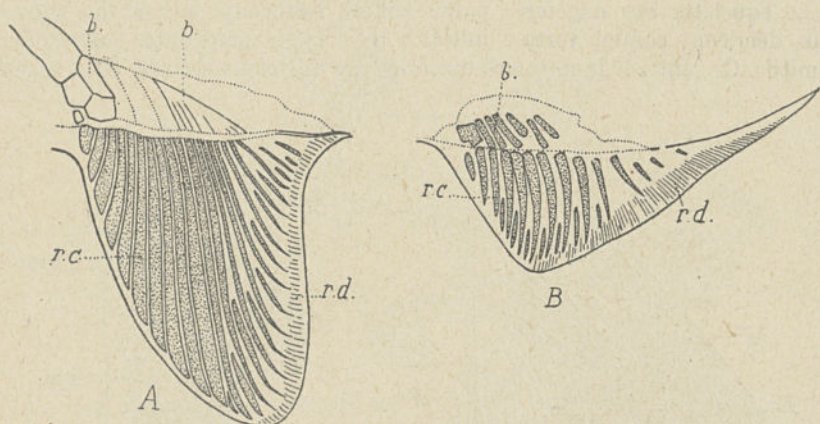


FIG. 136. — Nageoires du type pleuroptérygien (*Cladoselachus*), d'après BASHFORD DEAN.

A, nageoire pectorale. — B, nageoire ventrale.

b. b., pièces basales; — r. c., rayons cartilagineux; — r. d., rayons dermiques (filaments cornés).

jours chez *Ceratodus*. La nageoire consiste en un axe principal composé d'une tige médiane faite de segments successifs articulés par synarthrose et dont le proximal seul ne porte aucun rayon tandis que les suivants ont chacun une ou plusieurs paires de rayons dirigés les uns en avant (préaxiaux), les autres en arrière (postaxiaux). Tous ces rayons sont segmentés, ils donnent à l'ensemble de la nageoire un aspect bisérié très net ou penné, bien qu'ils ne soient pas absolument symétriques. GEGENBAUR considérant cette forme de nageoire comme primitive, on verra plus loin pourquoi, lui avait donné le nom d'archiptérygium.

La nageoire à rayons parallèles, appelée parfois *pleuroptérygium*, a été observée chez un Sélacien paléozoïque (*Cladoselachus*). Chez ces animaux la nageoire avait gardé sa position originelle dans le plan frontal; son squelette est constitué par une série de rayons parallèles entre eux ou légèrement convergents dans le sens proximal. La plupart traversaient toute la largeur du membre, quelques-uns seulement se limitaient à sa moitié périphérique.

Les nageoires des Poissons actuels se laissent assez aisément rattacher aux

types précédents, bien que l'établissement des homologies entre leurs différentes pièces et celles qui ont été décrites plus haut soit rendu difficile par le grand nombre des formes réalisées et par la différence des adaptations. D'une manière générale on peut rattacher les nageoires des Téléostomes au type unisériel, mais déjà les pièces basales sont réduites et l'on peut suivre la marche graduelle de cette réduction, en partant des Chondrostéens où elle est encore peu marquée, chez les Holostéens où elle est plus prononcée et chez les Téléostéens où ces pièces ont absolument disparu.

On peut trouver aussi chez certains Dipneustes (*Protopterus*) une réduction de l'archiptérygium qui perd ses rayons et se réduit à une chaîne de segments formant un membre filiforme.

Un fait caractéristique des pterygia c'est que toutes leurs pièces squelettiques sont unies par synarthrose et jamais par des articulations avec cavité articulaire permettant des mouvements plus ou moins étendus. Une seule diarthrose se rencontre toujours, c'est celle qui unit le membre à la ceinture. En dehors de là il ne s'en observe point. Le squelette du membre est simplement souple, la lame qu'il forme avec la peau peut se creuser, se ployer légèrement ou se gauchir sous les efforts qui lui sont imposés, mais elle ne fléchit jamais par articles.

§ 3. — Membres pentadactyles (Chiridia).

Le squelette du chiridium se compose des parties suivantes : 1^o le stylopode, pièce unique (humérus ou fémur) qui s'articule avec la ceinture correspondante ; 2^o le zeugopode formé de deux pièces typiquement parallèles et situées l'une dans le bord cranial ou mieux préaxial du membre — celui qui reçoit les nerfs les plus craniaux — c'est le radius ou le tibia, l'autre dans son bord caudal ou mieux postaxial, c'est le cubitus (ulna) ou le péroné (fibula), c'est à la présence de ces deux pièces que ce segment de membre doit son nom ; 3^o le troisième segment (autopode), ainsi nommé parce qu'il caractérise absolument le membre en question, est composé lui-même de trois parties qui sont : une partie proximale, le basipode, carpe ou tarse ; une partie moyenne, le métapode, métacarpe ou métatarse, et enfin une partie distale ou terminale, l'acropode formé des phalanges. La partie proximale de l'autopode peut être considérée comme formée typiquement d'une série d'osselets entourant une pièce centrale, l'os central parfois double. Ces osselets sont disposés en deux rangées, l'une proximale, l'autre distale. La proximale est formée de trois os dont l'un cranial répond au radius-tibia, et s'appelle radial ou tibial, et l'autre caudal répond

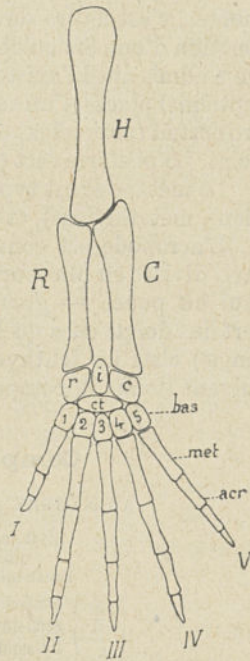


FIG. 137. — Schéma du membre pentadactyle, membre antérieur, d'après Boas.

H, humérus (stylopode); — C, cubitus et R, radius formant le zeugopode; — bas., basipode avec c, cubital, i, intermédiaire, r, radial, ct, central, 1 à 5 premier à cinquième carpiens; — mét., métapode; — acr., acropode; — I à V, premier à cinquième doigts.

au cubitus-péroné, on l'appelle ulnaire ou fibulaire. Entre les deux se trouve placé un osselet intermédiaire, l'intermédiaire qui, lié génétiquement au zeugopode comme le montrent les Urodèles — chez lesquels il est placé entre les deux os de ce segment, à son extrémité distale — passe peu à peu dans l'autopode et se range dans la série proximale de ses os. La rangée distale comprend au contraire cinq os que l'on désigne en allant du bord cranial au bord caudal par les noms de premier, deuxième, troisième, quatrième, cinquième carpiens ou tarsiens (carpalia, tarsalia). L'os central placé entre les deux rangées, au milieu du carpe, peut être unique, double, ou même absent comme chez l'Homme (adulte).

A côté de ces os que l'on peut appeler fondamentaux (canoniques, BRAUS), il en existe d'autres moins constants et très variables, sur la nature desquels on ne s'entend pas parfaitement. On les regarde tantôt comme de simples os sésamoïdes, c'est-à-dire développés secondairement dans un tendon en vue de la fonction d'une articulation déterminée, tantôt comme des rudiments de doigts. On a admis ainsi l'existence possible de deux doigts supplémentaires (sixième et septième) placés, l'un sur le bord cranial de l'autopode, en avant du pouce ou du gros orteil (præpollex, præhallux), l'autre sur le bord caudal en arrière du petit doigt. Le pisiforme est parfois considéré comme représentant ce septième doigt.

Le métapode est typiquement formé de cinq os disposés en rayons (métacarpiens, métatarsiens), et articulés avec le basipode.

L'acropode est constitué par des rayons prolongeant ceux du métapode, mais divisés en plusieurs pièces ou phalanges. Il y a d'habitude trois phalanges, sauf au pouce — gros orteil, mais leur nombre peut s'élever à cinq pour certains doigts chez quelques Reptiles et se multiplier encore au delà (hyperphalangie) chez les Ichthyosauriens, les Plésiosaures et les Cétacés. Le tableau suivant donne la composition de l'autopodium d'après GEGENBAUR et BRAUS.

Composition typique de l'autopode

AU MEMBRE ANTÉRIEUR		AU MEMBRE POSTÉRIEUR			
	État transformé, noms de l'anatomie humaine.	État primitif et dénominations générales.	État transformé, noms de l'anatomie humaine.		
I. Basipode.	1 ^{re} rangée {	Scaphoïde	= Radial	= Tibial	} = Astragale.
		Semi-lunaire	= Intermédiaire	= Intermédiaire	
		Pyramidal	= Cubital (ulnaire)	= Péronéal (fibulaire)	
		Central (embryon seulement)	= Central 1 + 2	= Central 1 + 2	
	2 ^e rangée {	Trapèze	= 1 ^{er} carpien	= 1 ^{er} tarsiens	= 1 ^{er} cunéiforme.
		Trapézoïde	= 2 ^o carpien	= 2 ^o tarsiens	= 2 ^o cunéiforme.
		Grand os	= 3 ^o carpien	= 3 ^o tarsiens	= 3 ^o cunéiforme.
		Os crochu	= { 4 ^o carpien	= 4 ^o tarsiens	} = Cuboïde.
			= { 5 ^o carpien	= 5 ^o tarsiens	
II. Métapode.....	1 ^{er} à 5 ^e métacarpiens	1 ^{er} à 5 ^e métatarsiens			
III. Acropode.....	Phalanges	= Phalanges.			

On a vu dans la première partie la forme générale des membres et la position relative de leurs segments lors du déplacement qu'ils subissent en passant de la forme reptilienne primitive à celle des animaux supérieurs.

A ce déplacement se rattache la question de la torsion des membres qui est très complexe et ne peut être développée ici.

Cherchant à établir les homologues des différents os des membres chez

l'Homme, CHARLES MARTINS (1857) remarqua que si l'on sciait transversalement le corps de l'humérus, et si on le faisait tourner sur son axe de 180° , les os du membre supérieur prenaient une position identique à ceux du membre inférieur; le pouce est tourné en dedans, comme le gros orteil, le radius et le cubitus sont parallèles entre eux comme le tibia et le péroné, la tête articulaire de l'humérus regarde en dedans comme celle du fémur et la comparaison des différents os devient très facile. Il suffisait donc d'imaginer pour rétablir le parallèle entre les deux membres que l'humérus avait été tordu de 180° , le fémur restant immobile. Mais on ne tarda pas à remarquer qu'il était absolument injustifié d'attribuer cette torsion à un seul des deux membres. Tous les deux se déplacent et chacun fait à peu près la moitié du chemin, c'est-à-dire environ 90° . Le lieu de la torsion reste très discutable, siège-t-il dans l'articulation avec la ceinture ou dans le corps du stylopode? Cela est incertain et peut d'ailleurs varier suivant les espèces. Mais cette torsion ne se produit pas exclusivement dans la partie proximale du membre comme on l'a cru pendant longtemps, elle se fait sentir aussi dans sa partie distale, et notamment à la main où elle est très marquée. Comme il faut absolument pour les fonctions du membre que les phalanges soient dirigées en avant, au fur et à mesure que le coude est porté en arrière, la main par compensation décrit un mouvement de pronation dans lequel le radius croise le cubitus et porte le pouce en dedans. Chez la plupart des Mammifères l'avant-bras est fixé dans la position de pronation ou de demi-pronation; chez les Primates il est susceptible à la fois d'un mouvement complet de pronation et du mouvement opposé, également complet, de supination qui amène le pouce en dehors le petit doigt en dedans la face palmaire en-dessus, c'est-à-dire à l'opposé du sol sur lequel elle repose d'habitude. Dans le membre postérieur l'autopode ne présente point une pareille torsion et les deux os de la jambe restent parallèles, parce que la torsion du stylopode se fait dans le sens qui convient à la direction du gros orteil et du pied en général, c'est-à-dire en avant (WIEPERSHEIM).

Ces données générales acquises voyons les principales variations que présente la structure du chiridium. Les deux premiers segments du membre changent peu, ils sont naturellement plus ou moins allongés suivant les espèces, mais d'une manière générale leur longueur est inverse de celle du troisième segment. Lorsque ce dernier s'allonge beaucoup, comme chez les animaux digitigrades, le stylopode et le zeugopode sont courts. L'humérus du Cheval, par exemple, est très raccourci et entièrement enfoui sous les téguments du tronc, tandis que le carpe est placé assez haut et l'articulation radio-carpienne est vulgairement regardée comme un genou.

L'un des deux os du zeugopode peut s'atrophier plus ou moins et même disparaître totalement. C'est ce qui arrive au cubitus dans le groupe des Ongulés où cet os présente tous les états de développement, depuis le plus parfait (Éléphant) jusqu'à l'absence totale (Cheval adulte). Au membre postérieur le péroné disparaît aussi plus ou moins complètement (Ptérosaures, Oiseaux).

L'autopode change beaucoup plus, et c'est surtout sur lui que portent les modifications adaptatives. On étudiera d'abord l'autopode des animaux plantigrades qui garde mieux le type primitif.

1. *Autopode des plantigrades.* — La structure type qui a été décrite plus haut pour l'autopode, avec osselets libres, métapode et acropode présentant à peu près la même longueur, se retrouve à la fois chez les Urodèles, chez

beaucoup de Reptiles et chez de nombreux Mammifères. Elle est conservée toutes les fois que la marche est plantigrade comme elle l'était chez les animaux primitifs. Cependant même dans les autopodes plantigrades cette structure présente de nombreuses modifications. De là, surtout lorsqu'il s'agit de groupes éloignés, de nombreuses difficultés pour l'homologation des os qui est actuellement loin d'être définitivement établie. En général le pied est plus modifié que la main, et cette règle qui s'applique déjà aux Amphibiens reste vraie pour les Mammifères. Elle s'explique parce que le pied est plus étroitement adapté à une seule fonction, celle de support du corps et d'appareil de propulsion. La main dont les fonctions sont plus variées n'est pas astreinte à une adaptation aussi unilatérale et garde mieux sa structure plus généralisée.

Les Amphibiens Urodèles gardent au pied et à la main la structure typique bien que des soudures puissent avoir lieu entre certains os. Il en est de même pour le membre antérieur des Anoures, mais leur membre postérieur est profondément modifié. La première rangée du tarse comprend seulement un tibial et un péronéal, l'intermédiaire manque; de plus ces deux os au lieu de rester courts s'allongent en baguette et forment un segment comparable par son aspect au zeugopode; la rangée distale du tarse reste formée d'os distincts mais très petits. Cette transformation est liée à la fonction du saut.

Chez les Reptiles, *Sphenodon* conserve une structure très primitive avec dix osselets distincts dans le carpe dont deux centraux et en plus un pisiforme. Il en est de même chez les Tortues et chez les Lézards, mais chez les Crocodiles la première rangée du carpe est constituée seulement de deux os allongés en forme de sablier, le radial et le cubital, l'intermédiaire manque; en revanche, il existe du côté cubital un pisiforme considéré par certains auteurs comme le rudiment d'un sixième doigt. La rangée distale du carpe est formée de deux petites pièces représentant respectivement les 1 + 2 et les 3 + 4 + 5 carpalia soudés.

Le pied est beaucoup plus modifié et l'on observe déjà chez les Tortues, les Lézards, les Crocodiles une tendance à la fusion entre eux des tarsiens de chaque rangée, de manière à former deux os séparés l'un de l'autre par une articulation intertarsienne qui prend une grande importance et que nous retrouverons chez les Oiseaux. Chez les Crocodiles dans la rangée proximale du tarse il y a seulement deux grands os, l'un formé par la soudure du tibial, de l'intermédiaire et du central, l'autre qui correspond au péronéal. Le premier devient l'astragale, le second le calcaneum qui présente pour la première fois un talon.

La même structure fondamentale s'observe chez les Mammifères. Le basipode comprend typiquement deux rangées d'osselets autour d'un central, mais le nombre et la disposition de ces osselets varient beaucoup par suite de soudures qui se produisent et du changement des surfaces articulaires qui résulte de ces dernières. Le pied est, comme il a été dit, plus avancé dans son développement que la main et présente, avant celle-ci, des soudures entre ses pièces. On peut admettre qu'à l'état primitif les osselets du basipode étaient séparés les uns des autres et disposés en deux séries superposées, chaque osselet de la première rangée reposant sur un ou deux osselets voisins de la seconde, qu'il recouvrait d'une façon complète de manière à ne jamais alterner avec eux. Ainsi à la main le scaphoïde repose sur le central et le trapèze, le semi-lunaire sur le grand os, le pyramidal sur l'os crochu; au pied l'astragale repose uniquement sur le scaphoïde et ne touche pas le cuboïde. Cette disposition sériée des éléments du basipode s'observe dans beaucoup d'Ongulés fossiles ou actuels.

(Condylarthrés, Hyracoides, Proboscidiens) mais elle fait place dans les Artiodactyles et les Périssodactyles à une disposition alternante, obtenue par le glissement en dedans des osselets de la seconde rangée qui s'articulent ainsi avec deux et non plus avec un seul des osselets de la rangée proximale, d'où le nom de Diplarthrés donné par COPE aux Ongulés qui présentent cette structure. L'alternance des deux rangées d'osselets obtenue par le glissement ci-dessus indiqué consolide le basipode, mais cette consolidation peut être acquise autrement, notamment par des fusions qui amènent le même résultat (fusion du scaphoïde et du semi-lunaire à la main chez les Carnivores, chez quelques Insectivores, chez certains Chiroptères, chez les Siréniens : fusion du grand os et du trapézoïde chez les Artiodactyles, etc.).

La forme primitive de l'autopode se conserve le mieux chez les Mammifères plantigrades qui possèdent aussi toujours cinq doigts à chaque membre (Condylarthrés, Créodontes, Primates). Dans la marche plantigrade l'appui du membre sur le sol ne se fait pas pour toute la surface plantaire uniformément, mais au niveau de saillies (pelotes ou coussinets élastiques) développées en divers points de cette surface, notamment sous le talon, sous l'articulation entre les métapodes et les phalanges et sous l'extrémité distale de l'acropode.

2. *Autopode des digitigrades.* — L'autopode se modifie passablement dans la marche digitigrade; il n'adopte cependant pas une structure identique dans tous les cas parce que cette allure a été acquise en partant de points de départ différents qui laissent leurs traces et qui impriment à chaque cas un cachet particulier. La convergence ne peut en effet jamais faire disparaître complètement les états initiaux. C'est ce que montre bien la patte digitigrade des Oiseaux. Comme toujours dans les pattes de cette nature les métapodes, au lieu d'être horizontaux, reposant à plat sur le sol, sont relevés et à peu près verticaux. Ils se soudent de plus en plus en un os unique cylindrique, mais le tarse a subi une modification très curieuse. Les os de la rangée proximale (tibial-péronéal) se soudent au tibia, ceux de la rangée distale se fusionnent entre eux, puis la pièce résultant de cette fusion se confond elle-même avec les métatarsiens, qui, de leur côté, se réunissent en un os unique allongé. L'articulation intertarsienne devient alors l'articulation fonctionnelle entre le deuxième et le troisième segment du membre, se substituant à l'articulation zeugo-autopodiale qui remplissait jusqu'alors ce rôle. Une pareille évolution était à prévoir par la constitution du tarse des Reptiles. Les doigts, dont le nombre varie de quatre à deux, n'offrent rien de particulier.

L'allure digitigrade s'observe, en dehors des Oiseaux, chez certains Dinosauriens fossiles. La modification de l'autopode qui l'accompagne consiste surtout dans un relèvement des métatarses, avec ou sans production d'une articulation intertarsienne. Mais on peut observer aussi dans quelques cas le premier exemple d'un fait qui se produira beaucoup plus largement chez les Mammifères, la prépondérance d'un petit nombre de doigts sur les autres qui s'atrophient plus ou moins. Ainsi chez *Iguanodon* le pied devient seulement tridactyle par atrophie des doigts extrêmes (1 et 5).

Chez les Mammifères, l'allure digitigrade atteint le maximum de son expression. On l'observe d'abord sous sa forme la plus simple chez beaucoup de fossiles et parmi les espèces actuelles chez la plupart des Carnivores fissipèdes. Elle consiste simplement dans un relèvement des métapodes qui s'allongent mais conservent leur nombre typique de cinq, de même que les doigts. Dans le

groupe très large des Ongulés, on observe toutes les dispositions depuis des pattes plantigrades jusqu'à des pattes digitigrades parfaites, monodactyles. Les Artiodactyles et les Périssodactyles offrent sous ce rapport des exemples très intéressants de ces modifications, leurs formes fossiles à cinq doigts étant suivies par d'autres avec des caractères transitionnels.

Les Artiodactyles ont une patte à doigts pairs, dont la formation au dépens d'un membre pentadactyle débute par l'atrophie du pouce, il reste alors quatre doigts (2, 3, 4, 5) dont les deux extrêmes deviennent d'abord plus grêles ainsi que les métapodes correspondants. Ces doigts se placent un peu en arrière des deux médians, arrivent à ne plus toucher le sol et peuvent s'atrophier complètement, il ne reste plus que les deux doigts médians (3 et 4), et les os du métapode qui les supportent se soudent en un seul (canon) dont on suit la formation graduellement aussi bien dans l'ontogénie que dans la phylogénie. L'axe de la patte ne passe pas par un doigt mais entre les deux médians (patte paraxonique).

Chez les Périssodactyles, au contraire, l'axe du membre passe par le doigt médian (membre mésaxonique); il en résulte que ce doigt peut prendre le rôle principal et suffire à lui seul pour former l'extrémité. Partant de formes éocènes à cinq doigts (*Phenacodus*), on assiste d'abord à l'atrophie des doigts 1 et 5, puis, 2 et 4 et de leurs métapodes, tandis que le troisième doigt reste seul. L'évolution qui conduit d'une patte tridactyle à une monodactyle s'observe d'une manière très graduelle dans la famille des Chevaux (voy. p. 673).

Naturellement le basipode subit le contre-coup des réductions apportées aux extrémités et le nombre de ses os diminue, mais il reste toujours au moins cinq os au carpe, trois dans la rangée proximale, deux dans la distale, et quatre au tarse. Chez les Artiodactyles et les Périssodactyles l'allure digitigrade est portée à son maximum parce que non seulement les métapodes, mais les doigts eux-mêmes se relèvent et tendent à devenir verticaux. Chez beaucoup de digitigrades (Oiseaux, Carnivores) les doigts reposent à plat sur le sol, les trois phalanges sont horizontales, chez les Ongulés en question au contraire, la dernière phalange seule est horizontale (Artiodactyles, nombreux Périssodactyles), elle devient même verticale et ne touche plus le sol que par son extrémité distale chez les Chevaux. On pourrait appeler les premiers phalangigrades pour les distinguer des digitigrades précédemment décrits, tandis que les derniers méritent le nom d'Onguligrades, car leur ongle seul qui coiffe l'extrémité de la phalange touche la terre.

3. *Ongles, griffes, sabots*. — Cette étude du squelette des extrémités doit être accompagnée de la description des formations cornées, griffes, ongles, sabots, qui s'y ajoutent parce que celles-ci sont étroitement liées à la structure de l'extrémité et réagissent de leur côté puissamment sur elle. Comme l'a montré Boas, toutes ces formations cornées présentent chez les Mammifères deux parties : l'une dorsale est formée d'une substance cornée dure, polie, à structure d'apparence fibrillaire, paraissant constituée de fibres longitudinales agglomérées, c'est la *plaque unguéale* ou la *muraille*; elle prend naissance et s'insère dans un repli de la peau, le germe unguéal recouvert par le manteau de l'ongle. L'autre, ventrale, également cornée mais plus molle, terne et d'une structure grenue, tapisse simplement la face ventrale du doigt, entre la muraille et la pulpe, c'est la *corne de la sole* ou brièvement la *sole*. Ces deux parties ont des dispositions très variables suivant les cas, mais on peut distinguer deux types princi-

paux : 1^o onguiculé; 2^o ongulé. Le type onguiculé comprend les griffes et les ongles. Dans les ongles la muraille est plate, elle occupe exclusivement la face dorsale de la troisième phalange qui est elle-même aplatie et elle dépasse peu le bord libre du doigt; la sole est réduite à une très mince bande de substance cornée qui, au fond de la rainure comprise entre l'extrémité libre de l'ongle et la pulpe, réunit la lame unguéale à cette dernière. La pulpe digitale est bien développée.

Dans les griffes la muraille au lieu d'être aplatie est comprimée latéralement et forme à l'extrémité de la phalange une pointe plus ou moins forte et saillante, la face ventrale de cette pointe est constituée par la sole. Suivant le degré de développement de la griffe la phalange est plus ou moins modifiée.

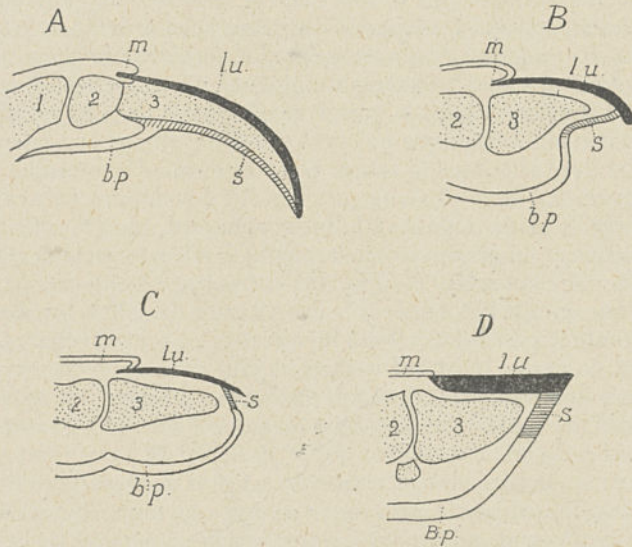


FIG. 138. — Coupes sagittales des extrémités des doigts ou des ongles, emprunté à WIEDERSHEIM, d'après GEGENBAUR et BOAS.

A, Échidné. — B, Mammifère onguiculé. — C, Homme. — D, Cheval.

1, 2, 3, phalanges; — b. p., bourrelet pulpaire ou de la sole; — l. u., lame unguéale; — m., manteau de l'ongle; — s., sole.

Dans les cas peu accusés (fig. 138, B), elle envoie simplement un prolongement peu saillant dans l'épaisseur de la griffe qui la coiffe, sa plus grande partie reste en dehors de la griffe et repose en dessous sur une pulpe digitale bien développée; mais au fur et à mesure que la griffe grandit, la dernière phalange lui fournit un appui plus fort, prend elle-même la forme de la griffe et celle-ci s'applique étroitement sur elle dans presque toute son étendue (fig. 138, A). La partie pulpaire répondant à la dernière phalange disparaît presque complètement. Dans certains animaux fouisseurs à griffes très puissantes la phalange unguéale peut même présenter une fente sagittale dans laquelle s'enfonce une lame cornée de la griffe donnant à cette dernière plus de solidité. Lorsque la dernière phalange est ainsi à peu près totalement englobée dans la corne on passe par des gradations insensibles au second type, le type ongulé.

Celui-ci se distingue parce que les extrémités digitales sont entièrement entourées d'un étui de corne, le *sabot*. Le sabot présente toujours les deux parties caractéristiques des formations cornées, la muraille et la sole, mais il varie dans sa constitution de diverses manières. Nous distinguerons trois cas principaux. Chez les Artiodactyles (moins les Tylopodes), la dernière phalange devient forte et prend la forme d'un trapèze dont la grande base touche le sol; la longueur de cette base est souvent augmentée par la présence d'un petit os sésamoïde qui se place à sa partie postérieure. Sur le moule formé par ces os s'applique le sabot dont la muraille se développe à la fois sur les côtés et sur la face dorsale de la phalange, tandis que la sole forme les parties inférieure ou ventrale et postérieure. On a ainsi le sabot de la plupart des Ruminants et des Porcins dont la muraille n'est pas très épaisse et qui touche terre à la fois par la muraille sur ses bords et par la sole dans le reste de son étendue. Chez les Tylopodes (Chameaux) qui font partie du même sous-ordre des Artiodactyles les choses sont disposées un peu autrement. La dernière phalange ne se développe point autant que chez les autres Ruminants, elle reste petite, mais la surface d'appui du membre atteint la grandeur nécessaire par l'adjonction à cette phalange d'un coussinet élastique puissant qui se développe en arrière d'elle et qui est englobé avec elle dans le sabot. Dans ce dernier la muraille se conformant aux dimensions de la phalange est surtout développée en avant, où elle forme une espèce de griffe saillante à la surface du pied, mais la sole s'étend largement en dessous et en arrière où elle remonte derrière la seconde phalange.

Chez les Chevaux la surface d'appui de l'extrémité est obtenue par un autre procédé qui a une grande influence sur la constitution du sabot. Ici, il n'y a qu'un seul doigt en contact avec le sol, c'est à lui que revient toute la charge de constituer le support du corps. Il est naturellement plus développé que les doigts des Ruminants de même taille. La dernière phalange est large, son extrémité distale a la forme d'une crête semi-circulaire ou en fer à cheval à ouverture postérieure. C'est par cette crête seulement que la phalange est en rapport avec le sol, car la face ventrale de la phalange, redressée, est plus éloignée de ce dernier. Sur le modèle osseux fourni par la phalange s'appuie une muraille très épaisse qui en suit tout le pourtour et qui, arrivée en arrière aux extrémités de la crête phalangée se replie en dedans en formant de chaque côté une lame saillante, la barre qui s'avance vers l'intérieur du pied, déterminant avec celle du côté opposé un espace triangulaire. Corrélativement au redressement de la face ventrale de la phalange la sole ne touche point la terre mais tapisse le fond d'une cavité limitée par les bords de la muraille et des barres dont l'extrémité distale saillante est seule en contact avec le sol. Ici la substance cornée la plus dure assume seule le rôle de support; elle est très épaisse, et c'est ce qui permet d'y enfoncer les clous du fer.

D'autres modifications du chirodium s'observent dans l'adaptation au vol et à la natation.

4. *Adaptation au vol.* — Après ce qui a été dit plus haut (p. 139), on peut déjà s'attendre à ce que les divers cas d'adaptation au vol ne résultent pas simplement du perfectionnement graduel d'un procédé identique au fond. Les conditions diverses d'origine et de terrain dans lesquelles la propriété de voler a pris naissance ne permettent pas qu'il en soit ainsi. Il y a deux cas principaux. Dans l'un on a affaire en quelque sorte à un procédé de fortune qui ne peut donner des résultats bien parfaits, c'est celui des Ptérosauriens et des Chiro-

nières; il ne comporte point de modifications bien considérables du membre antérieur. Dans l'autre, on trouve un organe profondément modifié presque nouveau, en tous cas unique en son genre, et qui réalise la meilleure adaptation connue à ce mode de locomotion, c'est le cas des Oiseaux.

Chez les Ptérosaures et les Chiroptères l'aile consiste simplement en une large membrane tendue entre le membre antérieur et le membre postérieur, et soutenue par les doigts allongés en baguettes (Chiroptères) ou même par un seul doigt, le cinquième (Ptérosaures). Dans ce type le membre est peu transformé, seuls le cinquième ou les quatre derniers doigts de la main s'allongent énormément. Le carpe garde sa structure typique avec deux rangées d'osselets, les métacarpiens conservent leur forme et leur disposition habituelles et notamment restent libres et indépendants les uns des autres à leur extrémité distale.

Chez les Oiseaux la main est profondément modifiée et constitue un trait caractéristique de ces êtres. Chez l'*Archæopteryx* et chez les embryons de certains Oiseaux on retrouve des marques évidentes de la disposition typique, c'est-à-dire qu'il existe deux rangées de carpalia, dont la distale, par suite de con-

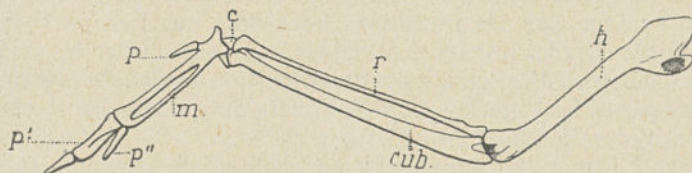


FIG. 139. — Membre antérieur de *Ciconia alba*, d'après GEGENBAUR.

c., carpe; — cub., cubitus; — h., humérus; — m., métacarpe; — p, p', p'', phalanges du deuxième, troisième et quatrième doigts; — r., radius.

fluences précoces, est déjà formée de deux pièces seulement, puis quatre métacarpiens libres et indépendants à leur extrémité distale (vraisemblablement les métacarpiens II, III, IV, V), le dernier étant tout à fait rudimentaire, il est vrai. Chez l'adulte la rangée proximale du carpe garde seule son existence propre, elle est représentée par deux os, un intermedio-radial et un centro-cubital. La rangée distale entièrement confluyente se soude aussi avec l'extrémité proximale des métacarpiens qui est elle-même confondue dans une ossification commune. Le cinquième métacarpien, tout à fait rudimentaire au début, a disparu dans le quatrième; le second, confondu avec les autres à sa base, porte un doigt court formé d'une seule phalange et souvent appelé (à tort) pouce. Le troisième et le quatrième allongés et présentant la forme de deux baguettes parallèles, se soudent entre eux à leur extrémité distale formant une sorte de cadre métacarpien caractéristique des Oiseaux. Les doigts au nombre de trois sont très réduits. On a cité déjà celui qui prolonge le deuxième métacarpien et qui reste toujours visible extérieurement, il en est un autre plus long et à deux phalanges qui prolonge la direction du troisième métacarpien; enfin le troisième et dernier, muni d'une seule phalange, continue le quatrième métacarpien; ces deux derniers doigts sont réunis sous la peau. Chez l'*Archæopteryx* les doigts étaient libres et leur dernière phalange munie de griffes. Chez les embryons de *Sterna* on trouve aussi une griffe à l'extrémité des second et troisième doigts.

5. *Adaptation à la natation.* — Le chiridium peut aussi devenir un instrument de natation. Il réalise alors deux formes principales : celle d'une nageoire incapable de supporter l'animal sur la terre ferme, celle d'une patte nageoire pouvant servir à la progression sur terre et dans l'eau. Ce dernier cas est évidemment le plus simple ou plutôt le plus près de la forme primitive. Il consiste essentiellement dans un élargissement du méta- et de l'acropode, dont les doigts, longs et écartés les uns des autres, sont réunis sous une peau commune qui transforme l'extrémité du membre en une sorte de rame. La structure typique du squelette est peu modifiée, le stylo-pode et le zeugopode, le basipode lui-même gardent leur forme et leur composition habituelles ; ils s'articulent entre eux par des diarthroses permettant des flexions plus ou moins prononcées des segments les uns sur les autres, condition essentielle de la progression sur le sol. Les os du méta- et de l'acropode s'allongent et, dans les cas les plus parfaits, ne s'articulent plus entre eux par diarthrose mais par des synarthroses à peu près immobiles, ou sont même simplement reliés par du tissu fibreux. Les phalanges ne fléchissent plus les unes sur les autres ni sur le métapode. Dans les deux dernières parties de l'autopode, l'extrémité du membre est simplement un peu souple, mais incapable de se plier sous un angle même très ouvert. Cette extrémité possède dès lors toutes les qualités des vraies nageoires. Cette forme de membre dérive du chiridium typique par des transitions insensibles que l'on peut suivre dans nombre de cas chez les fossiles et parmi les animaux actuels. Ses états les plus élevés, avec absence d'articulations dans la portion distale, s'observent chez les Chéloniens parmi les Reptiles, chez les Carnivores pinnipèdes et chez les Sîréniens parmi les Mammifères.

La seconde forme est beaucoup plus particulière, elle permet à un chiridium typique d'acquies les propriétés physiologiques des nageoires vraies (pterygia), c'est-à-dire de devenir une rame souple mais non divisible en segments articulés et n'offrant dans toute son étendue qu'une diarthrose capable de mouvements étendus, celle qui la rattache à la ceinture. Toutes les autres diarthroses ont disparu ou sont à peu près immobiles, les phalanges sont simplement juxtaposées et réunies par du tissu fibreux. Le stylo-pode est généralement très court, les deux os du zeugopode de même, et ils peuvent par leur raccourcissement excessif prendre l'aspect d'osselets du basipode avec lesquels on les confondrait à première vue ; les phalanges se multiplient (hyperphalangie) soit par division transversale seulement ou par ossification séparée de leurs épiphyses, ce qui n'augmente pas le nombre des doigts, soit en même temps par fissuration longitudinale, et il peut alors y avoir jusqu'à sept doigts ou davantage. Cette forme s'observe chez les Plésiosaures et les Ichthyosaures parmi les Reptiles, chez les Cétacés parmi les Mammifères. On trouvera des détails plus complets sur elle dans la III^e partie en même temps que les exemples de transitions graduelles entre elle et le chiridium typique (Ichthyosaures).

BIBLIOGRAPHIE

- A. DUGÈS. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens*, etc... Mémoires présentés à l'Acad. Roy. des Sciences, T. VI. Paris, 1835. — H. STRASSER. *Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel*, etc... *Morphol. Jahrb.*, Bd V, 1879. — A. SABATIER. *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs*, etc... Mémoire Acad. Sciences, Montpellier, 1880. — H. LÉBOUCQ. *Rech. sur la morphologie du carpe chez les Mammifères*. *Arch. de Biolog.*, T. V, 1884. — J. KOLLMANN. *Handskelett und Hyperdaktylie*. *Verhandl. d. anat. Gesellsch.*, 1888. —

R. WIEDERSHEIM. *Das Gliedmassenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung*, etc... Iena, 1892. — K. BARDELEBEN. *Hand und Fuss (Referat)*. Verhandl. d. Anat. Gesellsch., 1894. — A. PERRIN. *Constitution du carpe des Anoures*. Bull. sc. de la France et de la Belgique, T. XXVII, 1896. — A. N. SEWERTZOFF. *Die Entwicklung der pentadaktylen Extremität der Wirbeltiere*. Anat. Anz., Bd XXV, 1904. — H. BRAUS. *Die Entwickel. der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts*. Handb. d. vergleich. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere O. Hertwig's, Bd III, T. 2, 1904. — J.-J. SCHMALHAUSEN. *Die Entwicklung des Skelettes der vorderen Extremitäten*, etc... Anat. Anz., Bd XXXI, 1907.

§ 4. — Origine des membres.

L'origine des membres est une des questions les plus controversées de la Morphologie. Nous examinerons d'abord l'origine des nageoires paires et impaires, et ensuite celle du chirodium.

Il y a trois théories principales pour expliquer la formation des membres : 1^o la théorie de GEGENBAUR ou de l'origine *branchiale* des membres ; 2^o celle de DOHRN qui les considère comme formés par des appendices des métamères ; 3^o celle de BALFOUR, MIVART, THACHER, qui les font dériver d'un pli latéral de la peau.

1^o *Théorie de Gegenbaur*. — GEGENBAUR fit remarquer la grande ressemblance qui existe entre la ceinture thoracique des Poissons et un arc branchial. Il admit que la ceinture dérive d'un arc ayant changé de fonction, tandis que le membre est formé par des appendices de cet arc, comparables aux rayons branchiaux des Sélaciens. Si l'on suppose en effet que, dans un arc constitué comme celui de ces animaux, le rayon branchial médian grandisse, et que les autres rayons s'en rapprochent graduellement de manière à s'insérer directement sur lui, l'arc porterait alors un appendice unique bipenné, et si l'axe de cet appendice se subdivisait en segments, ce qui doit fatalement arriver dans l'adaptation à la natation, l'ensemble ressemblerait tout à fait à la nageoire bisériée de *Ceratodus*, à laquelle GEGENBAUR, la considérant comme primitive, a donné pour cela le nom d'archiptérygium. Il est facile de passer ensuite de l'archiptérygium à la nageoire unisériée par simple atrophie des rayons postaxiaux et élargissement ou soudure à leur base de quelques-uns des rayons préaxiaux.

Pour GEGENBAUR les deux ceintures et les deux paires de membres ont vraisemblablement pris naissance par ce procédé, c'est-à-dire par transformation d'arcs viscéraux de la partie postérieure de la cage branchiale qui ont perdu leur fonction respiratoire. Elles ont ensuite subi une migration plus ou moins considérable dans le sens caudal et se sont écartées de leur lieu d'origine puis séparées l'une de l'autre. Cette migration expliquerait en grande partie pour GEGENBAUR la formation des plexus nerveux des membres et leur constitution par des racines nerveuses appartenant à une région beaucoup plus craniale que celle qui correspond à la situation définitive du membre.

2^o *Théorie de Dohrn*. — Les idées de GEGENBAUR furent vivement combattues par DOHRN, qui s'éleva surtout contre la pensée de faire dériver les membres de rayons branchiaux. Pour lui, ils étaient fournis au contraire par des appendices des métamères plus ou moins comparables aux parapodes des Annélides. S'appuyant sur la démonstration qu'il venait de fournir de l'envoi par chaque

myotome d'un bourgeon musculaire dans le pli cutané qui représente l'ébauche des nageoires impaires, il admit que ces bourgeons représentaient la musculature métamérique d'appendices autrefois métamériques aussi et isolés, mais confondus maintenant dans le pli cutané.

Ces appendices étaient primitivement au nombre de deux paires dans chaque segment : une paire dorsale située sur les bords du système nerveux central largement ouvert comme l'est la plaque neurale ou la gouttière médullaire chez l'embryon ; l'autre, ventrale, placée à la limite des myotomes et de la plaque latérale dans l'embryon. Les appendices de chaque métamère étaient séparés de ceux des métamères voisins. Dans leur ensemble ces appendices constituaient deux rangées régulières siégeant, l'une sur les bords de la face dorsale, l'autre à peu près au milieu des flancs. Ils formèrent plus tard, en se fusionnant dans le sens longitudinal, les nageoires paires et les nageoires impaires qui ont toutes deux la même origine. En effet, lorsque le Vertébré prenait sa forme définitive en partant du type qui vient d'être décrit, des changements très particuliers se produisaient dans chaque région et entraînaient la formation de l'une ou de l'autre espèce de nageoires. Au tronc et à la queue le canal médullaire se fermait amenant sur la ligne médiane les deux rangées satellites de petits appendices pairs qui se fusionnaient en la nageoire impaire. A la queue il se passait un phénomène inverse dans la région ventrale qui ne se développait pas, les plaques latérales et l'intestin postérieur entrant en régression tandis que les myotomes prenaient leur place. Par suite les deux rangées ventrales d'appendices se rapprochaient et se fusionnaient sur la ligne médiane en la nageoire impaire ventrale. Mais au niveau du tronc, à cause de la présence des viscères, cette fusion ne pouvait s'opérer et les deux rangées d'appendices restaient distinctes l'une de l'autre en avant de l'anus d'où elles partaient en divergeant pour se diriger cranialement vers la région branchiale où elles s'arrêtaient. Ces deux bandes latérales formaient ensuite les nageoires paires par la fusion des appendices qui les composaient.

Le principal mérite de la théorie de DOHRN était d'attirer l'attention sur la nature métamérique des membres qui fut de plus en plus confirmée par les recherches ultérieures. En dehors de là, elle ne donnait point d'explication pour la genèse des ceintures, que DOHRN consentit plus tard à considérer comme des arcs viscéraux sur lesquels prenaient place, secondairement en quelque sorte, les membres engendrés par le procédé indiqué par lui.

3° *Théorie de BALFOUR, MIVART, THACHER.* — Cette théorie fut conçue à peu près en même temps par ces trois zoologistes et reçut plus particulièrement de BALFOUR l'appui précieux de ses recherches embryologiques qui la diffusèrent rapidement dans le monde zoologique. Pour ces auteurs, les membres ont pris naissance dans un repli horizontal de la peau qui courait tout le long du corps des ancêtres des Vertébrés à peu près de la même façon que le fait, dans le plan sagittal, la nageoire impaire. Ce repli se développa ensuite exclusivement à la partie antérieure et à la partie postérieure du tronc tandis que sa portion intermédiaire s'atrophiait, et il se forma ainsi deux nageoires paires de chaque côté. VAN WIJHE pense que la nageoire latérale continue est peut-être représentée aujourd'hui par les métapleures de l'Amphioxus.

Dans les plis cutanés latéraux se développèrent ensuite d'après les auteurs de cette théorie un squelette et des muscles, et ceux-ci, nés de myotomes à disposition métamérique étant métamériques eux-mêmes, entraînèrent la

formation de pièces squelettiques disposées de la même façon. Certaines de ces pièces placées à l'insertion de la nageoire sur le corps s'enfoncèrent peu à peu dans l'épaisseur de ce dernier pour donner plus de résistance aux nageoires; elles formèrent les pièces basales ou *basalia*, tandis que les autres pièces comprises dans la nageoire devinrent les rayons (*radialia*). Les *basalia* se fusionnant entre eux fournirent des plaques plus ou moins larges, dont une partie se sépara pour constituer la ceinture tandis que le reste, entièrement consacré au membre, en formait la partie basale, articulée avec la ceinture.

Cette théorie jouit actuellement d'une faveur assez marquée. Elle est adoptée par beaucoup d'auteurs et par WIEDERSHEIM. Il faut éviter toutefois, si on l'accepte, de disposer les plis latéraux comme ils le sont dans la figure que donne WIEDERSHEIM, c'est-à-dire obliquement de bas en haut et d'arrière en avant, car cette disposition serait incompatible avec leur fonction. En effet, étant donné que le moteur des Poissons est leur queue, des plis latéraux obli-

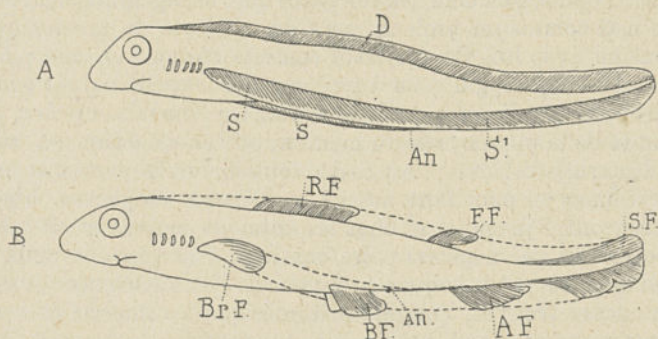


FIG. 140. — Schéma du développement des nageoires paires et impaires, d'après WIEDERSHEIM.

A, plis médian et latéraux continus. — B, les nageoires définitives.

An., anus; — BF., nageoire ventrale; — Br F., nageoire pectorale; — FF., nageoire adipeuse (sans rayons osseux); — RF., nageoire dorsale; — S, S', plis latéraux; — S', endroit où les plis latéraux se continuent dans le pli médian; — SF., nageoire caudale.

ques comme ceux-ci auraient pour objet de faire constamment monter l'animal obliquement dans l'eau au lieu de le laisser avancer horizontalement. Si ces plis s'effaçaient au moment de la nage en se couchant sur les flancs, ils auraient alors perdu leur fonction de quille de roulis, et de plus ils reprendraient tous leurs inconvénients lorsque l'animal les redresserait pour s'arrêter, comme il fait d'habitude de ses nageoires paires. Cet inconvénient n'existait pas dans l'hypothèse de DOHRN où les membres pairs bien qu'obliques dans le même sens, au début de leur formation, ne pouvaient pas produire un semblable résultat parce qu'ils étaient alors formés d'appendices isolés entre lesquels l'eau pouvait passer aisément. Plus tard lorsque les membres s'achevaient par confluence des appendices segmentaires, le membre antérieur étant séparé du postérieur, les inconvénients inhérents à la présence du pli continu ne se produisaient plus.

Ces observations font ressortir les difficultés que soulève l'existence d'un pli latéral oblique imaginé pour expliquer le développement des membres pairs. On pourrait en adresser d'aussi fortes à l'idée d'un pli horizontal continu dont l'existence paraît peu compatible avec les mouvements latéraux puis-

sants qui ont dû être les premiers effectués par les Vertébrés ancestraux si l'on regarde, comme cela paraît justifié, les relations des myotomes et de la chorde comme une des dispositions les plus fondamentales de leur organisation.

Les diverses théories de l'origine des membres ont été examinées récemment par BRAUS à la lumière des travaux récents et de recherches embryologiques personnelles étendues. BRAUS revient à l'opinion de GEGENBAUR. Il combat les idées de DOHRN sur l'identité des nageoires paires et des impaires et sur leur passage l'une dans l'autre en arrière du cloaque. Les nageoires impaires ne sont jamais continues avec les nageoires pelviennes, elles ne résultent jamais non plus de la fusion d'ébauches paires réunies sur la ligne médiane. Enfin leur squelette interne (basalia ou rayons interépineux) dérive du squelette axial tandis que celui des nageoires paires a une autre origine. BRAUS admet l'opinion de GEGENBAUR parce que, ontogéniquement le squelette du membre naît comme un prolongement du squelette de la ceinture et forme un tout continu avec lui. Ce squelette consiste d'abord en une pièce unique (répondant au métaptérygium ou à sa base) sur laquelle naissent ensuite des rayons, et il appuie par là l'idée de GEGENBAUR. On pourrait objecter, dit BRAUS, que cette unité de la pièce basale du membre est cénogénétique et masque une confluence de rayons distincts; c'est ce que soutiennent les partisans de la théorie du pli latéral, mais on peut faire aussi à ces derniers de graves objections. On n'a jamais rencontré jusqu'ici ni chez les animaux actuels ni chez les fossiles de forme possédant une nageoire paire continue à la place de deux nageoires séparées. On ne peut pas invoquer en faveur de l'existence nécessaire de cette forme, non encore trouvée, l'origine métamérique des muscles et des nerfs des nageoires, car on a fait dire à cette origine plus qu'elle ne pouvait. D'abord la métamérie des ébauches des parties molles ne prouve pas plus celle du squelette que la structure segmentaire du bulbe de l'œil n'est prouvée par la nature segmentaire de ses muscles (SEMON), ensuite on a exagéré la valeur et la précision de la métamérie des pièces squelettiques. RABL, par exemple, dit que le nombre des rayons squelettiques des nageoires est juste le double de celui des segments primordiaux, de telle sorte que l'on pourrait connaître immédiatement le nombre W des métamères employé à la formation de la nageoire par la formule $W = \frac{R}{2}$, mais BRAUS n'a pu vérifier cette loi de Rabl et trouve,

au contraire, des écarts considérables (+ 17 ou - 6) entre les nombres qui devraient exister d'après la règle ci-dessus. De plus l'arrangement métamérique des muscles que l'on observe dans les nageoires achevées ne traduit plus exactement la métamérie originelle car il y a eu anastomose entre les bourgeons musculaires métamériques de l'embryon, comme il y a eu mélange des nerfs des divers segments dans la formation des plexus. La métamérie constatée dans la structure des nageoires paires est donc secondaire, elle ne nous renseigne en rien sur la constitution initiale de ces parties, et nous avons le droit d'admettre l'unité primitive de leur squelette basal. Ce point acquis il est d'autant plus naturel de regarder le membre comme dérivé d'un arc branchial que le squelette des ceintures, même celui de la ceinture pelvienne, a primitivement la forme d'un arc et que la ceinture pectorale est considérée même par DOHRN comme homologue à un arc viscéral. Il se peut que les parties périphériques de la nageoire, rayons cornés ou os dermiques, se soient développés dans un pli

continu et se soient ajoutés ensuite à son squelette interne né d'un arc viscéral devenu disponible, mais, en somme, dans l'explication du membre l'hypothèse si attaquée de GEGENBAUR semble cependant à BRAUS — en tant qu'hypothèse seulement, bien entendu — en plein accord avec les données morphologiques actuellement connues et pleine de valeur pour les recherches futures.

Les vues de BRAUS et l'appui qu'elles apportent à la théorie de GEGENBAUR ne sont pas à l'abri de toute critique. La dérivation de l'arc pectoral d'un arc viscéral paraît absolument impossible si l'on réfléchit à leur situation réciproque. La ceinture est séparée des arcs par l'interposition du coelome (GOODRICH). Les arcs sont développés dans la paroi du tractus intestinal, ou, brièvement dans la splanchnopleure, l'arc pectoral se forme dans la somatopleure. Aussi les nerfs qui ne perforant jamais le squelette branchial sont obligés de traverser les ceintures pour se rendre aux membres. L'arc pectoral est avant tout, comme on l'a vu plus haut, une pièce de charpente destinée à maintenir la forme du corps. Comment aurait-il pu franchir le coelome et abandonner sa situation profonde pour venir occuper la position très superficielle qui lui est attribuée? Arc pectoral et squelette viscéral des Poissons gnathostomes sont deux parties complémentaires l'une de l'autre, l'arc devant nécessairement exister avec la corbeille branchiale de ces êtres telle qu'elle est constituée, on ne saurait donc concevoir comment d'une corbeille branchiale se détacheraient à un moment donné deux arcs destinés à former les membres. D'autre part, les migrations plus ou moins considérables que devraient subir ces arcs transformés pour se porter à leur situation définitive n'ont pas été objectivement constatées, et celles qu'on a observées sont infiniment moindres. MOLLIER en a signalé chez le Léopard et ROSENBERG a indiqué chez l'Homme une migration craniale du bassin qui capte de nouvelles vertèbres lombaires en même temps qu'il abandonne des sacrées primitives qui deviennent coccygiennes, mais ces déplacements se réduisent à la longueur de quelques segments et n'atteignent jamais des grandeurs comparables à celle qui sépare les deux ceintures l'une de l'autre. Quant à la formation des plexus, il est peu probable qu'elle soit due à la migration des ceintures et des membres, enfin la situation reculée du membre antérieur chez les Amniotes par rapport à ses nerfs s'explique en partie par le glissement en avant de la tête qui provoque la formation du cou.

Les mêmes objections valent contre l'idée de faire dériver l'arc pectoral de la coalescence de basalia nés dans un pli cutané continu. Sa formation n'aurait, en effet, pu attendre la constitution graduelle de ces basalia, elle a dû coïncider avec la formation du système branchial et du système musculaire. Ces trois appareils sont en effet corrélatifs et n'ont pu exister les uns sans les autres. La forme du membre est au contraire très peu fixe et peut être tout à fait différente sans que les rapports essentiels de ces trois parties soient modifiés.

Pour le membre postérieur il en est autrement et il n'y a rien d'impossible à ce que la ceinture pelvienne provienne de basalia du membre correspondant fusionnés et enfoncés sous la peau du ventre.

L'origine des membres et des ceintures des Poissons n'est donc pas encore établie, les données paléontologiques fournissant plutôt des types différents de nageoires que des anneaux sériés d'une chaîne continue de formes passant les uns dans les autres.

L'origine du chiridium est entourée d'autant d'obscurité. Sans doute, il doit dériver des nageoires et il y en a faveur de cette origine le fait ontogénique fondamental de l'identité des ébauches des membres chez les Poissons et chez les Tétrapodes. Nageoires et chiridium se montrent en effet comme des crêtes latérales saillantes, ecto-mésodermiques, dans lesquelles les myotomes et les neuromères envoient des bourgeons nerveux ou musculaires métamériques.

Lorsque se forme le précartilage l'ébauche des deux sortes de membres est encore pareille, car il y a aussi bien chez l'un que chez l'autre bourgeonnement sur un axe unique de parties pré- et post-axiales, ce qui est fondamental. Mais avec la formation des centres cartilagineux le membre pentadactyle commence à présenter de grandes différences car ces centres se développent dans un ordre tout à fait différent. Le stylopoде peut évidemment être comparé à la pièce basale unique et sans rayons de la nageoire de *Ceratodus*, et aussi dans les premiers temps seulement au métaptérygium des Sélaciens, mais celui-ci a bien vite des voisins (més- et proptérygium) qui s'opposent à une comparaison plus poussée. Le zeugopode est homologue à la deuxième partie de la nageoire de *Ceratodus* dont le segment axial représente le cubital, tandis que le radial est représenté par le premier segment préaxial.

En somme, pour BRAUS, la forme souche du chiridium doit être cherchée dans une ébauche primitive commune à la nageoire unisériée des Sélaciens et à la nageoire bisériée des Dipneustes, mais cette forme primitive est encore purement hypothétique, elle n'est connue ni ontogéniquement, ni paléontologiquement.

Pour l'autopodium, il n'y a dans le développement de la nageoire aucun stade d'où on puisse le faire dériver directement (BRAUS). A aucun moment on ne peut trouver dans le ptérygium le nombre et l'ordonnance des pièces qui le caractérisent, aussi beaucoup d'auteurs pensent-ils qu'il n'y a pas de parenté directe entre l'autopode et même le zeugopode et la nageoire et que ce sont des néoformations indépendantes généalogiquement du ptérygium. Cependant, la formation des doigts peut être rapprochée de celle des rayons, mais les difficultés se rencontrent surtout dans les trois éléments proximaux du basipode et dans le ou les centraux, car on ne possède encore sur l'ordonnance primitive et le nombre de ces os que des conjectures. Ces dernières objections répondent suffisamment aux schémas, en apparence satisfaisants, dans lesquels on construit un membre pentadactyle à l'aide d'une nageoire unisériée dont on ne conserve que le métaptérygium et quelques-uns de ses rayons les plus distaux, ce qui fournit une image assez voisine de celle du chiridium.

BIBLIOGRAPHIE

- C. GEGENBAUR. *Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbeltiere*. Morphol. Jahrb., Bd II, 1876. — J.-K. THACHER. *Median and Paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs*. Transac. of the Connecticut Acad., Vol. III, 1878. — St.-G. MIVART. *Notes on the fins of Elasmobranchs, etc...* Transact. of the St. Zool. Soc. London, Vol. X, 1879. — F.-M. BALFOUR. *On the Development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchs, etc...* Proceed. of the Zool. Soc. of London, 1881. — A. DOHRN. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, etc...* Mitteil. aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd V, 1886. — B. HATSCHKE. *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere*. Verhdl. d. Anat. Gessellsch. Berlin, 1889. — S. MOLLIER. *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere, etc...* Anat. Hefte, Bd III, 1893, Bd VIII, 1897. — B. DEAN. *The*

Fin-fold Origin of the Paired Limbs, etc... Anat. Anz., Bd XI, 1896. — F. GUITEL. *Rech. sur le Développement des Nageoires paires du Cyclopterus Lumpus*. Arch. de Zool. expérimentale et générale, 3^e série, T. IV, 1896. — H. KLAATSCH. *Die Brustflosse der Crossopterygier*. Festschrift für Gegenbaur. Leipzig, 1896. — C. EMERY. *Ueber die Beziehungen des Crossopterygiums, etc...* Anat. Anz., Bd XIII, 1897. — H. BRAUS. *Die Entwick. der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts*. Handb. der vergleich. u. exper. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere. O. Hertwig's, Bd III, T. 2, 1904. — E.-S. GOODRICH. *Notes on the Development, Structure and Origine of the Median and Paired Fins of Fishes*. Quart. Journ. of Microsc. Sc., Vol. 50, Part 2, 1906. — A.-N. SEWERTZOFF. *Ueber die Entwick. der Muskeln, Nerven und des Skeletts der Extremitäten der niederen Tetrapoda*. Bull. Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, 1907.

CHAPITRE III

SYSTÈME MUSCULAIRE

On comprend sous ce nom l'ensemble des muscles de la vie de relation et les muscles du squelette viscéral. Le muscle cardiaque et les muscles lisses qui entrent dans la constitution des divers viscères n'en font pas partie et seront étudiés à part.

Ce système est très développé chez les Vertébrés, et c'est lui qui imprime à leur organisation sa caractéristique essentielle. En effet il précède ontogéniquement et phylogéniquement le squelette cartilagineux ou osseux, et sa présence précoce cause une série de dispositions qui se conservent plus tard, alors même que des changements considérables seront intervenus.

Les Vertébrés sont avant tout des êtres doués de mouvements de locomotion actifs, et toute leur organisation porte la marque profonde de cette adaptation spéciale. Comme on l'a dit, les animaux supérieurs mangent pour vivre, les inférieurs vivent pour manger et pour croître. Les derniers sont des machines à croître et à manger, les premiers sont des machines de travail. Les Vertébrés sont de puissants accumulateurs d'énergie qu'ils dépensent ensuite en mouvements. Comme la mobilité exige certaines conditions dynamiques et statiques bien déterminées, comme elle requiert aussi un appareil d'innervation fort développé avec des organes des sens très perfectionnés, cette propriété essentielle des Vertébrés est au fond la cause de leur organisation si complexe.

Le système musculaire, défini comme il l'a été ci-dessus, dérive de deux sources : 1^o les myotomes qui donnent les muscles de la vie de relation, ou *muscles spinaux*; 2^o les ébauches musculaires des arcs viscéraux qui engendrent des muscles affectés à la vie nutritive, ou *muscles viscéraux*. La disposition différente des muscles spinaux et des viscéraux aussi bien que leur origine distincte exigent qu'ils soient décrits séparément.

I. — MUSCLES SPINAUX.

L'expression de « muscles spinaux » a en morphologie une valeur bien plus grande qu'en anatomie humaine, car elle ne désigne pas seulement les muscles

directement rattachés à la colonne vertébrale, mais tous ceux du squelette axial, qu'ils soient ventraux ou dorsaux, et s'applique aussi à des muscles annexés à l'appareil branchial, comme les muscles hypobranchiaux.

§ 1^{er}. — Généralités sur le développement, la structure et la disposition des muscles spinaux.

Développement. — Tous les muscles spinaux dérivent des myotomes. Le myotome est pour RABL ce qui reste de l'épimère après la séparation du sclérotome. Il a la même forme que l'épimère et constitue comme ce dernier un segment mésodermique placé sur le côté dorsal de l'embryon. Après la séparation du sclérotome la partie ventrale du myotome s'isole du mésomère, ses lames latérale et médiale se continuent l'une dans l'autre et le myotome est désormais indépendant des autres portions du somite. Chez les Ichthyopsidés il a la forme d'une plaque rectangulaire composée de deux lames ou feuil-

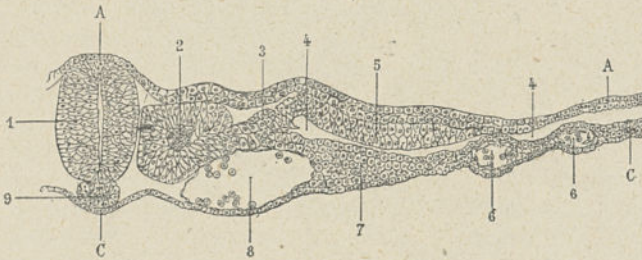


FIG. 141. — Coupe transversale de la région dorsale d'un embryon de Poulet de 45 heures (d'après BALFOUR).

A, ectoderme. — C, entoderme.

1, moelle épinière; — 2, protovertèbre; — 3, canal de Wolff; — 4, 4, cœlome (cavité pleuro-péritonéale); — 5, lame somatique du feuillet moyen; — 6, 6, vaisseaux; — 7, lame splanchnique du feuillet moyen; — 8, aorte; — 9, corde dorsale.

lets, l'une externe plus mince accolée à l'ectoderme (lame latérale), l'autre interne plus épaisse (lame médiale). Ces deux lames se continuent l'une dans l'autre par leurs extrémités dorsale et ventrale qui forment les angles dorsal et ventral du myotome. C'est au niveau de ces angles que s'effectue l'accroissement du myotome destiné à étendre la musculature au delà des limites de son ébauche primitive. A cet effet le myotome garde à ses angles une structure épithéliale, c'est-à-dire ne subit pas encore de différenciation musculaire et les cellules qui le constituent se multipliant activement par caryocinèse augmentent constamment son étendue dans le sens dorso-ventral. L'accroissement de l'angle ventral est le plus considérable, car au début le myotome est presque tout entier dans la région dorsale ou dans l'épísoma, la région ventrale n'en contient aucune partie. Mais après sa séparation d'avec le mésomère et l'enfoncement dans l'épaisseur du corps du canal de Wolff d'abord sous-ectodermique, l'angle ventral du myotome se prolonge dans l'hyposoma en envahissant peu à peu la somatopleure jusqu'à ce qu'il atteigne le bord ventral du corps.

Chez les Vertébrés inférieurs cet accroissement se produit sans que l'angle

ventral du myotome perde sa structure épithéliale, par suite l'individualité du myotome est bien conservée. Chez les Amniotes et plus particulièrement chez les Oiseaux et les Mammifères, l'épimère qui répond à la protovertèbre est moins aplati latéralement que chez les Sélaciens et présente d'abord une forme cubique; la protovertèbre présente bientôt une couche externe épithéliale, et renferme en son centre un noyau de cellules arrondies, le noyau de la protovertèbre. Sa paroi épithéliale interne ou médiale se confond à un moment donné avec le noyau et forme une masse épaisse de mésenchyme représentant le sclérotome, ici très développé. Cette masse mésenchymateuse se continue latéralement avec la paroi épithéliale externe de la protovertèbre qui représente la lame latérale. De l'angle dorsal de la protovertèbre part une lame

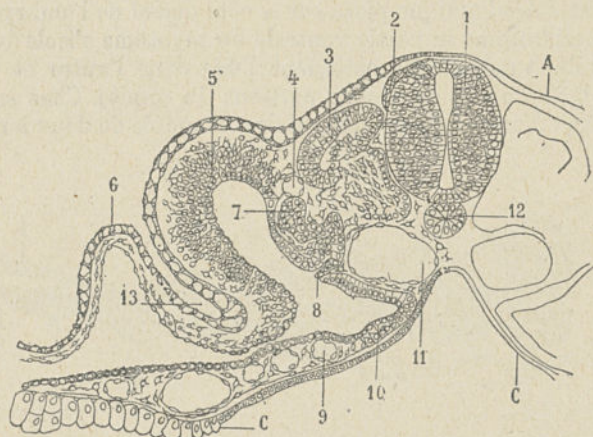


FIG. 142. — Coupe transversale du tronc d'un embryon de Canard pourvu de 24 protovertèbres environ (d'après BALFOUR).

A, ectoderme; — C, entoderme.

1, moelle; — 2, ganglion spinal; — 3, lame latérale (Cutisblatt); — 4, veine cardinale; — 5, lame somatique du mésoderme; — 6, amnios; — 7, canal de Wolff; — 8, canal du corps de Wolff avec son ouverture péritonéale; — 9, vaisseau; — 10, mésoderme qui va former la suture mésentérique; — 11, aorte; — 12, chorde dorsale; — 13, sillon marginal.

cellulaire spéciale qui s'étend à la surface du sclérotome et qui représente la lame médiale du myotome des Sélaciens, chargée principalement de fournir le muscle. Lorsque cette lame myogène ou *plaque musculaire* s'est formée on a un myotome comparable à celui des Sélaciens, mais reposant en dedans sur un sclérotome beaucoup plus développé. Ce myotome s'accroît également par ses angles dorsal et ventral. Toutefois il y a au point de vue histogénétique quelque différence avec ce qui se passe chez les Sélaciens. Tandis que chez ces derniers le myotome conserve pendant tout le temps de son accroissement une individualité parfaite et que ses angles dorsal et ventral gardent la forme d'un bourgeon épithélial distinct au sein du mésenchyme dans lequel ils végètent, il n'en est pas de même chez les Oiseaux et chez les Mammifères où la prolifération de ces angles se fait d'une façon moins régulière. Il se produit à leur niveau une sortie diffuse des cellules (FISCHEL) qui se mélangent aux éléments du mésenchyme, de telle sorte que les limites de l'ébauche muscu-

laire sont plus difficiles à distinguer et que l'origine des éléments musculaires est moins nettement déterminable que dans le cas précédent.

Quelle partie du myotome engendre le tissu musculaire?

Nombre d'auteurs ont pensé que la lame médiale seule était myogène, tandis que la lame latérale se transformerait entièrement en mésenchyme destiné à former le derme cutané, d'où le nom de *Cutisblatt* qui lui a été donné. D'autres ont soutenu que le cutisblatt pouvait aussi produire du muscle. Cela paraît très évident chez certains Téléostéens où cette lame donne une couche mince de muscles particuliers, placés à la surface des muscles ordinaires, les muscles rouges ou fibres à sarcoplasme abondant. Ces muscles forment d'abord, comme la lamelatérale elle-même, une couche mince revêtant toute la hauteur du myotome, mais plus tard ils disparaissent dans une certaine étendue des flancs pour se réunir en une couche plus épaisse au voisinage de la ligne latérale.

Pour l'Homme, KOLLMANN soutient que la lame latérale fournit un grand nombre de muscles, car c'est elle qui engendre le prolongement ventral des myotomes destiné à donner les muscles de la partie ventrale et des membres.

Les ébauches musculaires des membres naissent chez les Sélaciens de l'angle ventral du myotome, lorsqu'il atteint le niveau où siègent les membres (crête de Wolff) avant de s'enfoncer dans l'hyposoma. Elles constituent de petits bourgeons épithéliaux, en général au nombre de deux pour chaque myotome, qui s'isolent bientôt de ce dernier pour passer dans l'ébauche du membre. Un nombre variable de myotomes prennent part à cette formation des muscles des membres. Chez les Sélaciens ce nombre varie entre 26 (*Torpedo*) et 10 (*Mustelus*). Il est moins élevé et ne dépasse guère cinq myotomes chez les Amniotes. Au point de vue histogénétique les muscles des membres se comportent comme l'angle ventral des myotomes, c'est-à-dire se présentent tantôt sous la forme de bourgeons épithéliaux bien distincts (Sélaciens), tantôt comme des cellules se répandant diffusément dans le mésenchyme (Amphibiens, Oiseaux, Mammifères).

Histogénèse. — Il ne sera question ici que de certains points de l'histogénèse des muscles et notamment de la formation des fibres envisagées surtout au point de vue de leurs rapports avec leurs surfaces d'insertion, fait essentiel pour comprendre la disposition primitive du système musculaire et les changements dont elle a été l'objet. Nous emprunterons beaucoup à la description de MAURER.

Le tissu musculaire commence à apparaître dans le myotome des Sélaciens avant même que ce dernier se soit séparé du mésomère. Il prend naissance

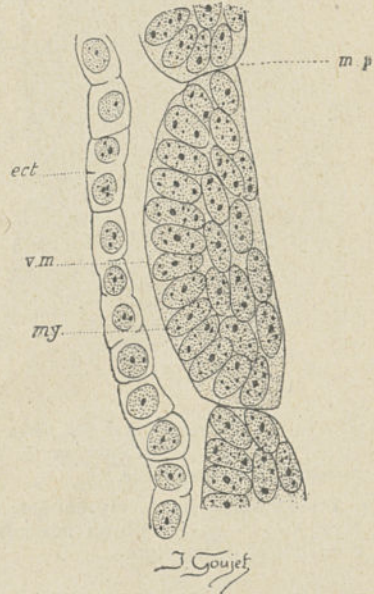


FIG. 143. — Développement des fibres musculaires dans les myotomes, coupe frontale d'embryon de Torpille, avant la formation des myofibrilles.

ect., ectoderme; — m. p., myoseptum primitif, formé par l'accolement des vitrées de deux myotomes consécutifs; — my., myotome; — v. m., vitrée du myotome.

dans la lame médiale qui s'épaissit et offre un aspect particulier. Au début les myotomes sont purement épithéliaux. Ils sont limités sur tout leur pourtour par une membrane basale ou vitrée qui les enveloppe entièrement. Ils s'accrochent les uns aux autres dans la direction cranio-caudale, et leurs membranes basales se soudent à ce niveau, formant les *myoseptes primitifs* qui les séparent les uns des autres et servent à l'insertion des fibrilles musculaires qui ne vont pas tarder à apparaître. La lame médiale du myotome ou ce qui la représente chez les Amniotes prend alors la structure d'un syncytium.

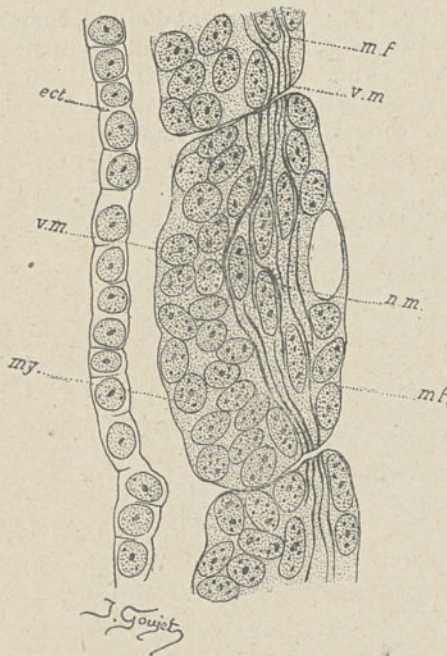


FIG. 144. — Développement des fibres musculaires, coupe frontale d'embryon de Torpille, formation des myofibrilles.

ect., ectoderme; — m. f., myofibrilles; — my., myotome; — n. m., noyau musculaire; — v. m., vitrée du myotome.

Les cellules perdent leurs limites et se fondent en une masse commune. Le protoplasma se colore plus fortement, les noyaux s'allongent dans le sens cranio-caudal et des myofibrilles isolées apparaissent dans la masse fondamentale, toutes parallèles entre elles et dirigées d'avant en arrière. Chaque myofibrille a exactement la longueur d'un myotome et s'étend d'un myosepte primitif à l'autre. Un peu plus tard du côté médial ou interne la membrane basale du myotome se relève çà et là en formant des plis radiés à partir de la corde comme centre. Ces prolongements de la vitrée pénètrent dans le syncytium et le subdivisent en cases quadrilatères, empilées les unes sur les autres et contenant chacune des myofibrilles, du sarcoplasme et des noyaux. Chaque case est donc limitée par une membrane propre dérivée de la vitrée du myotome et elle s'entoure plus tard d'un peu de tissu conjonctif. Ces cases ou feuilletts musculaires répondent à une forme du tissu qui se conserve encore chez certains Vertébrés inférieurs (Ammocète), mais elles disparaissent bientôt

pour faire place à une autre disposition. En effet la subdivision du syncytium continue à se faire par le moyen de la membrane basale, mais les lames issues de cette dernière se forment alors perpendiculairement sur les plis qui ont apparu tout d'abord et subdivisent les cases en petits prismes juxtaposés. Ces prismes s'isolent plus complètement les uns des autres par l'interposition d'une faible quantité de tissu conjonctif et deviennent cylindriques. Ils forment alors les fibres musculaires typiques avec leurs fibrilles, leur sarcoplasme, leurs noyaux et leur membrane propre émanation de la vitrée du myotome. Comme celle-ci limitait déjà dès le début de l'apparition du syncytium les extrémités craniale et caudale du myotome, chaque fibre est entourée maintenant sur toute sa périphérie par une gaine anhiste complète, le sarcolemme.

A côté de ce mode de développement que l'on pourrait appeler massif du tissu musculaire, il en existe un autre qui se fait par l'intermédiaire d'éléments isolés, les *myoblastes*. Il résulte de ce que les myotomes ne gardent pas toujours dans leur accroissement la forme épithéliale, mais peuvent, comme on l'a vu, se dissocier en leurs éléments constitutifs qui se dispersent au sein du mésenchyme dont il est difficile de les distinguer au début. Ces cellules musculaires isolées multiplient leurs noyaux, s'allongent fortement et prennent bientôt l'aspect de cellules musculaires embryonnaires cylindriques ou fusiformes, multinucléées, et contenant des myofibrilles, ce sont les myoblastes. Ces myoblastes constituent alors de petites masses syncytiales qui s'entourent ensuite d'une membrane et se comportent finalement comme les fibres musculaires nées dans la masse commune du myotome.

Cette description qui dans le cas de développement massif du moins, fait dériver le sarcolemme de la vitrée primitive des myotomes permet de comprendre aisément les rapports des fibres musculaires avec les tissus ambiants. La membrane basale des myotomes forme la première pièce de résistance offerte au muscle qui se contracte et au début les myoseptes ne sont formés que par elle (voy. fig. 144). Plus tard, entre les membranes soudées de deux myotomes, consécutifs constituant le myosepte primitif, s'insinue du tissu conjonctif qui y pénètre peu à peu, comme il pénètre dans les relèvements de la basale qui cloisonnent le syncytium musculaire. Ce développement du tissu fibreux des myoseptes est facile à suivre chez les embryons. Les larves d'Ammocètes longues de 8 millimètres, comme les embryons de Torpille au stade K n'ont absolument pas de myoseptes fibreux qui se forment au fur et à mesure que l'animal grandit. Le développement du tissu fibreux aux extrémités des myoseptes primitifs fournit un exemple remarquable de l'influence des muscles sur la production de leurs aponévroses.

Le développement de ce tissu fibreux interposé dans l'épaisseur du myosepte primitif est dû à des éléments conjonctifs qui pénètrent à partir de la périphérie entre les deux membranes basales accolées et forment une quantité considérable de fibrilles puis de fibres connectives qui constituent la trame des myoseptes définitifs. D'autre part les cloisons dérivées de la vitrée et qui individualisent les fibres se poursuivent jusque sur le myosepte primitif qui se trouve ainsi découpé en une série de petites portions entourant chacune l'extrémité d'une fibre musculaire et formant le cul-de-sac sarcolemmique qui termine

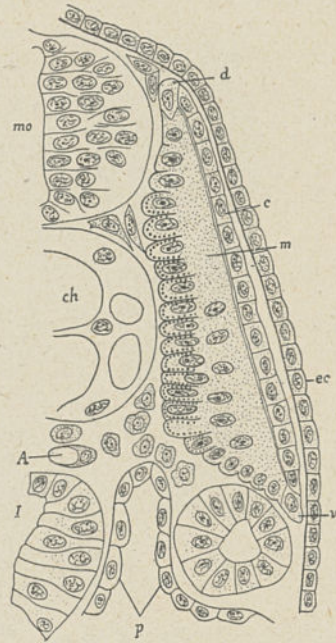


FIG. 145. — Développement des muscles (embryon de *Lamproie fluviatile*, long de 3 millimètres), d'après MAURER.

A, aorte; — c., Cutisblatt; — ch., chorde; — d., angle dorsal du myotome; — ec., ectoderme; — I., intestin; — m., lame médiale ou myogène du myotome; — p., plaque latérale (épithélium coelomique); — v., angle ventral du myotome.

la fibre. La surface du myosepte définitif est donc alors revêtue par les extrémités des fibres musculaires entourées de leur sarcolemme et disposées régulièrement les unes à côté des autres. L'extrémité de chaque fibre, ou, si l'on veut, sa gaine sarcolemmique peut offrir des formes diverses : tantôt elle est arrondie et le sarcolemme s'enfonce dans le myosepte comme une légère cupule, sur les coupes la ligne d'insertion des fibres musculaires sur le myosepte est alors festonnée; tantôt la gaine sarcolemmique est coupée par un plan perpendiculaire ou oblique à l'axe de la fibre qui se trouve ainsi sectionnée carrément ou en biseau, et sur les coupes la ligne d'insertion des fibres est droite comme l'était le myosepte primitif (fig. 147).

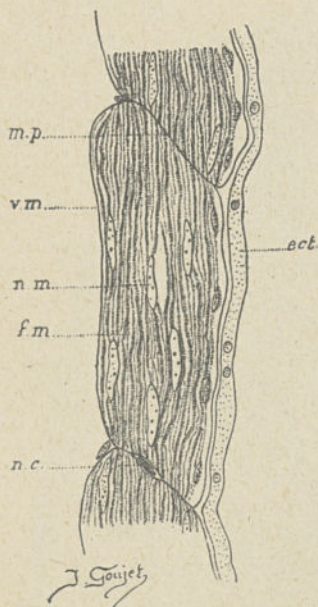


FIG. 146. — Myotomes d'un embryon d'Ammocète, long de 8 millimètres, coupe frontale.

ect., ectoderme; — f. m., fibrilles musculaires; — m. p., myosepte primaire; — n. c., noyau conjonctif, pénétré dans le myosepte primaire et le transformant en myosepte définitif; — n. m., noyau musculaire; — v. m., vitrée du myotome.

Quelle que soit du reste la disposition présentée le sarcolemme forme toujours une limite nette à la surface du myosepte définitif et il est rattaché à ce dernier par un grand nombre de fibrilles qui s'insèrent perpendiculairement à sa surface et se continuant tout d'abord dans la direction de la fibre musculaire vont se perdre ensuite dans le tissu du myosepte qu'elles contribuent à former par leur entrelacement.

La fibre musculaire est donc séparée du tissu conjonctif par son sarcolemme, sur lequel vient s'insérer la trame connective et qui est l'intermédiaire obligé entre la substance musculaire et le tissu connectif. Il peut même constituer à lui seul l'appareil de résistance qui fournit à la fibre ses points d'appui, comme on vient de le voir pour les jeunes embryons d'Ammocète dont les myoseptes sont formés uniquement par le sarcolemme qui enveloppe les extrémités des cases musculaires.

La formation des fibres musculaires une fois achevée les myotomes sont transformés en segments musculaires métamériques que l'on désigne aussi sous le nom de *myomères*.

Lorsque les myoseptes persistent et passent dans la structure de l'adulte, comme chez les Poissons, les fibres musculaires ont exactement la longueur comprise entre deux myoseptes consécutifs auxquels elles s'insèrent, le muscle qu'elles forment est rigoureusement métamérique.

Lorsque les myoseptes ne persistent pas ou lorsque les fibres naissent à l'état des myoblastes diffus (angle ventral du myotome des Amniotes, etc.), les fibres nées de chaque métamère peuvent s'unir entre elles en se soudant par leur sarcolemme à leurs extrémités et former ainsi des muscles plus longs, résultant de fibres ajoutées bout à bout et provenant d'un ou plusieurs métamères (voir plus loin).

Le mode de subdivision du syncytium musculaire primitif explique aisément les différentes formes de tissus musculaires que l'on rencontre chez les Vertébrés. Le tissu musculaire se dispose d'abord sous la forme de feuillets ou de cases.

Chez l'Ammocète chaque case, revêtue de sarcolemme, se clive par des plans parallèles à sa surface en un certain nombre de feuillets secondaires qui restent tels et entre lesquels le tissu conjonctif ne pénètre pas. Chez la Lamproie les feuillets secondaires situés à la périphérie de chaque case se subdivisent en faisceaux prismatiques ou cylindriques, et la case de l'Ammocète est remplacée par une formation compliquée comprenant au centre des feuillets aplatis continus et à la périphérie une rangée de faisceaux ou de fibres entourés par du tissu conjonctif. C'est l'indication de la forme définitive du tissu musculaire

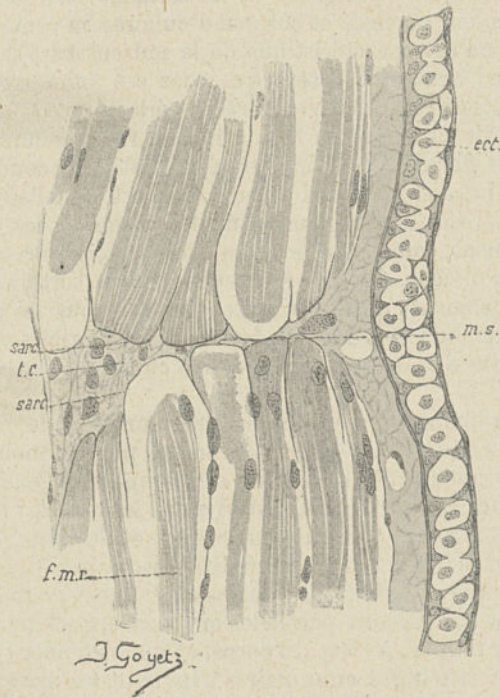


FIG. 147. — Insertion des fibres musculaires sur un myosepte définitif. Larve de Triton, coupe frontale.

ect., ectoderme; — f. m. r., fibre musculaire rétractée dans son sarcolemme; — m. s., myosepte; — sarc., sarcolemme; — t. c., tissu conjonctif du myosepte.

représentée par les fibres individualisées des autres Vertébrés. Mais bien que ce tissu soit entièrement subdivisé en fibres on rencontre cependant encore des traces des feuillets chez les Sélaciens jeunes, où les fibres montrent pendant assez longtemps un arrangement régulier en bandes répondant aux feuillets primitifs (ANT. SCHNEIDER).

La subdivision du feuillet musculaire en fibres est un perfectionnement considérable (GEGENBAUR); en individualisant davantage les parties d'un même feuillet musculaire, elle leur permet de se consacrer chacune à une fonction différente et de former des groupes ou des plans distincts qui peuvent devenir l'origine d'autant de muscles indépendants.

Mode de groupement des fibres. — Le groupement des fibres présente des modes multiples. Dans les myomères les plus simples et au début du développement toutes les fibres sont parallèles entre elles et vont directement d'un myosepte à l'autre. Mais les myoseptes ne restent pas verticaux, ils deviennent obliques en se pliant en V, par conséquent leur surface augmente et le nombre des fibres musculaires devient plus considérable dans le myomère correspondant, sans que la section du corps au même niveau soit beaucoup augmentée. Les fibres forment alors des groupes dont la direction varie d'après celle de la portion du myosepte sur laquelle ils s'insèrent; mais dans un même groupe les fibres restent toujours parallèles et ne forment pas encore de faisceaux distincts, avec tendons ou chefs et corps musculaires ou ventres.

Cette disposition est caractéristique de la musculature des Poissons. Déjà les anciens auteurs avaient constaté que chez ces animaux il n'y a pas de muscles comparables à ceux des Vertébrés supérieurs, c'est-à-dire formant des organes distincts, de constitution bien déterminée et différente pour chacun d'eux, mais que les fibres musculaires forment plutôt des couches de directions variables suivant les points, et qui ne sont pas individualisées par des aponévroses d'enveloppe. Ces couches constituent l'ensemble des muscles latéraux du corps qui forment, comme on le verra plus tard, la partie principale de la musculature des Poissons. On observe cependant en certains points chez ces animaux des groupements de fibres musculaires en muscles analogues à ceux des Vertébrés supérieurs, notamment dans certains muscles de la tête, comme le releveur du rostre des Raies qui se termine en avant par un tendon long et mince.

Les muscles ordinaires des Vertébrés supérieurs dont la partie médiane est renflée en forme de ventre et dont les extrémités plus ou moins effilées se continuent par des tendons résultent d'un développement excessivement compliqué. La différence si marquée qui existe entre les muscles latéraux du corps des Poissons et les muscles pourvus d'un ventre et de chefs, tient au mode de disposition des surfaces d'insertion des fibres musculaires. Chez les Poissons les surfaces d'insertion des muscles latéraux sont les faces craniale et caudale des myoseptes. Ce sont des surfaces parallèles entre elles, quelque obliquité qu'elles puissent avoir par rapport à l'axe du corps, et qui s'étendent sur toute l'épaisseur de ce dernier. Les fibres musculaires s'insèrent les unes à côté des autres d'une manière parfaitement régulière sur toute l'étendue de ces myoseptes, c'est pourquoi elles forment dans toute l'épaisseur du corps une masse continue et de structure à peu près homogène.

Dans les muscles à ventre les surfaces d'insertion des fibres sont profondément modifiées; elles aboutissent toujours en fin de compte à des faisceaux de fibres connectives situés aux deux extrémités du muscle et qui constituent les tendons d'insertion. Ces tendons sont des cylindres plus ou moins allongés qui d'une part s'insèrent sur les pièces squelettiques et d'autre part se continuent sur le corps du muscle, sous la forme de lames constituant les aponévroses d'insertion des fibres. Suivant la disposition de ces aponévroses un nombre de fibres plus ou moins considérable pourra concourir à la formation des muscles sans que pour cela la coupe transversale de ce dernier doive augmenter sensiblement de diamètre. Une des dispositions les plus simples est celle des muscles dits semi-pennés; dans ce cas, l'aponévrose d'insertion partant d'un tendon se dirige d'un seul côté du muscle se plaçant parallèlement à l'aponévrose d'insertion du tendon opposé étalé sur l'autre côté du muscle.

Les fibres musculaires toutes parallèles entre elles vont obliquement d'une aponévrose à l'autre et le muscle tout entier a la forme d'un losange. Une forme plus compliquée s'obtient si l'un des tendons pénètre dans le corps du muscle sur une certaine longueur, tandis que l'autre tendon s'épanouit à la manière d'un cône à la surface du muscle et vient emboîter le précédent. Les fibres musculaires s'insèrent alors obliquement sur le tendon central pour se diriger sur le cône d'insertion périphérique et le muscle a sur la coupe longitudinale une forme bipennée. L'obliquité des aponévroses d'insertion permet de faire rentrer dans la constitution de ces muscles un nombre considérable de fibres dont tout l'effort est ainsi porté sur des points restreints (insertion au squelette). Comme on le voit dans ces deux cas qui peuvent servir de types, le muscle est devenu fusiforme et il présente un ventre marqué. Les muscles peuvent se compliquer encore suivant des procédés analogues et atteindre un haut degré de structure. Certains muscles sont parfois traversés par des cloisons tendineuses qui les recoupent (droits de l'abdomen); ces cloisons ne répondent pas à des myoseptes et sont beaucoup moins nombreuses que ces derniers, comme on le verra plus loin.

Innervation. — Le muscle peut être considéré comme la terminaison d'un nerf. Chaque myomère reçoit son innervation de la paire rachidienne correspondante. Il s'établit de très bonne heure un lien entre le milieu du myomère et la moelle et le pont de substance ainsi jeté entre eux devient la racine antérieure. Ce lien a-t-il existé dès le début et représente-t-il l'un des ponts intercellulaires que l'on a souvent décrits ou imaginés entre les premières cellules de segmentation qui persisterait et s'accroîtrait simplement? ou bien est-il né par bourgeonnement de la moelle vers le myomère? La question est en suspens (voyez Système nerveux). Quoi qu'il en soit, la racine antérieure de chaque paire rachidienne innerve le myomère correspondant et conserve toujours ses relations avec lui, quelques déplacements qu'il subisse plus tard.

Les racines antérieure et postérieure de chaque paire s'unissent bientôt entre elles et forment de chaque côté le nerf segmentaire mixte qui donne trois rameaux : 1° un dorsal, 2° un ventral, 3° un rachidien récurrent. Le rameau dorsal innerve toujours et exclusivement la portion dorsale des myomères séparée de la ventrale par le myosepte horizontal. Le rameau ventral est réservé à la portion ventrale des myomères et aux muscles de membres qui lui appartiennent.

C'est grâce à l'innervation que l'on peut, après les déplacements des muscles, reconnaître leur origine première aux dépens de tel ou tel myomère.

Lorsque plusieurs muscles naissent d'un seul myomère, ils sont tous innervés par la même racine; inversement, si un muscle naît de la confluence de plusieurs myomères, il reçoit son innervation d'autant de racines. On distingue donc des muscles haploneures (innervés par une seule racine), des muscles diplo-neures et polyneures (FÜRBRINGER).

Certains muscles qui paraissent parfaitement homodynames chez deux espèces, par exemple des muscles correspondants des membres sont cependant innervés par des paires rachidiennes d'ordre différent, à cause des déplacements que les membres subissent dans le sens de la longueur. Ainsi ces muscles seront innervés dans un cas par les paires 3, 4, 5, dans un second par les paires 4, 5, 6, etc. Dans ce cas, on dit qu'il y a simplement homodynamie imitatrice ou par homologie (FÜRBRINGER).

Dispositions générales de la musculature définitive. — Les dispositions que la musculature présente chez les différents Vertébrés rappellent plus ou moins fidèlement celles des myotomes dont elle dérive; il faut donc, avant de les exposer, rappeler brièvement la distribution des myotomes chez l'embryon. Ces derniers s'étendent régulièrement depuis la vésicule auditive en avant jusqu'à l'extrémité caudale et forment ainsi sur toute la longueur du corps une double rangée droite et gauche de segments musculaires consécutifs. Chez tous les Vertébrés ces segments se répondent rigoureusement dans les deux moitiés du corps et sont parfaitement pairs. Chez l'Amphioxus, il n'en est pas de même et les myotomes d'un côté alternent avec ceux de l'autre côté, disposition que l'on peut trouver encore temporairement et d'une manière partielle dans les embryons de certains Poissons (Chimère, SCHAUINSLAND). La vésicule auditive peut être prise comme la limite que ne franchissent jamais

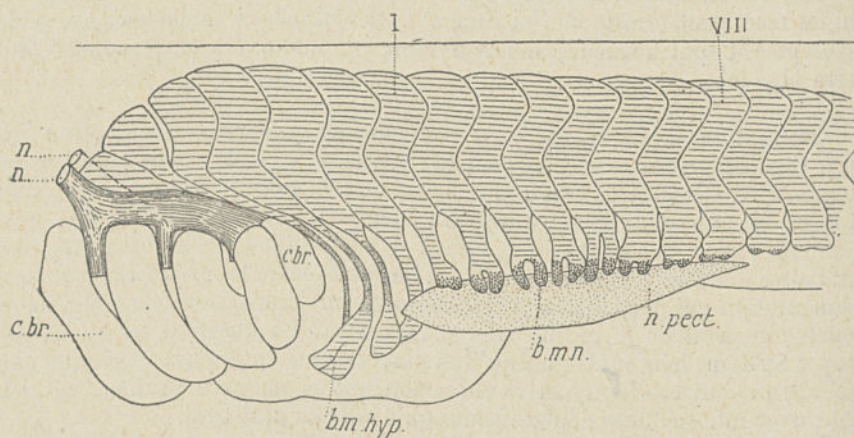


FIG. 148. — Rapports des myotomes et de la corbeille branchiale chez un embryon de *Spinax niger*, d'après BRAUS.

I, VIII, premier, huitième myotomes du tronc; — *b. m. n.*, bourgeons musculaires de la nageoire fournis par les myotomes du tronc; — *b. m. hyp.*, bourgeons des muscles hypobranchiaux, fournis par la partie ventrale des myotomes céphaliques; — *c. br.*, corbeille branchiale; — *n.*, nerf (vague); — *n. pect.*, ébauche de la nageoire pectorale.

en avant les myotomes. Les myotomes les plus antérieurs subissent par la présence de l'appareil branchial une déformation importante, surtout marquée chez les Poissons où cet appareil est bien développé et que l'on peut examiner particulièrement chez les Sélaciens qui le présentent à un haut degré. Chez ces animaux l'appareil branchial refoule en arrière la partie moyenne des myotomes les plus antérieurs, qui se moulent pour ainsi dire sur la convexité du dernier arc branchial, de telle manière que ces myotomes sont subdivisés en deux parties, l'une dorsale, l'autre ventrale, reliées par un mince tractus moyen ou latéral qui suit la courbure du dernier arc branchial. La partie dorsale de ces myotomes antérieurs donne chez les Sélaciens certains muscles situés en dessous la colonne vertébrale (muscles subspinaux) et d'autres affectés à la partie dorsale des arcs branchiaux (muscles interbasaux). Elle s'atrophie plus ou moins complètement chez les autres Vertébrés. La partie ventrale de ces premiers myotomes persiste toujours chez tous les Vertébrés et forme les

muscles hypobranchiaux qui passent au service de l'appareil respiratoire. Il est très facile de suivre chez les Sélaciens la formation des muscles hypobranchiaux aux dépens de la partie ventrale des myotomes antérieurs. Leur origine ne peut pas être aussi facilement déterminée chez les Amniotes supérieurs et en particulier chez les Oiseaux et les Mammifères, ce qui tient au bourgeonnement diffus de l'extrémité ventrale des myotomes.

Comme les myomères nés des myotomes gardent d'abord la forme de ces derniers, la distribution des myotomes fournit déjà une indication suffisante de la forme typique du système musculaire des Vertébrés. Celle-ci est très caractéristique et ne se rencontre nulle part ailleurs. Tandis que chez la plupart des Invertébrés bilatéraux la musculature fondamentale se présente sous la forme d'un tube dermo-musculaire qui entoure complètement la cavité du corps, chez les Vertébrés elle se compose de deux moitiés latérales qui ne se réunissent pas l'une à l'autre sur la ligne médiane où elles restent toujours séparées par un plan fibreux, le septum sagittal. En outre, primitivement le coelome n'est pas entouré complètement par elles comme il l'est chez les Annélides, puisque les myotomes sont d'abord situés exclusivement dans la moitié dorsale du corps. Secondairement seulement, par suite de l'envahissement par eux de la somatopleure, le coelome est entouré d'une enveloppe musculaire comme chez les Annélides. Encore cet enveloppement est-il surtout manifeste chez les Amniotes où le grand développement de la cavité viscérale et l'atrophie relative du septum sagittal donnent à la musculature la disposition d'une enveloppe pour tout le corps. Mais alors, par suite de la situation des myotomes chez l'embryon, cette enveloppe renferme aussi au-dessous d'elle le système nerveux central qui, chez les Annélides, est placé en dehors du tube musculaire péri-coelomique. Cette opposition entre la musculature des Vertébrés et celle des Vers a été déjà signalée par VAN WIJHE.

La musculature des Vertébrés se présente sous deux formes principales : l'une, qui rappelle d'assez près la disposition primitive des myotomes est de beaucoup la plus simple. Elle caractérise les Poissons et se conserve dans leurs alliés les plus proches qui mènent encore une vie aquatique (Amphibiens Urodèles et larves d'Anoures). Chez tous ces animaux les fibres musculaires ne se groupent point en muscles distincts mais restent disposés en segments métamériques.

Chez les Amniotes la musculature est beaucoup plus compliquée et les fibres musculaires au lieu de garder leur métamérie primitive se groupent de diverses manières et s'ajoutent bout à bout en formant des organes nouveaux dérivés de plusieurs métamères.

Cette transformation du système musculaire des Amniotes est liée au passage de la vie aquatique à la vie terrestre et on observe une transformation analogue chez les Batraciens anoures pendant leur métamorphose. Ces derniers perdent alors la disposition ichthyenne de leur musculature, qu'ils avaient gardée jusque-là, pour acquérir des muscles semblables à ceux des Amniotes.

Si la musculature primitive des Poissons est en rapport évident avec le genre de vie de ces animaux dans un milieu aquatique, elle n'est pas la seule cependant que puisse comporter ce genre de vie, et les Mammifères pisciformes (Cétacés) tout en gardant une musculature d'Amniotes, témoignage de leur origine terrestre, ont cependant adapté merveilleusement cette musculature à leur nouveau milieu et ne sont en rien inférieurs sous ce point de vue aux Poissons les plus rapides qui vivent dans les mêmes mers.

§ 2. — Musculature spinale des Ichthyopsidés.

On étudiera d'abord la musculature des Poissons y compris les Cyclostomes. Chez tous ces animaux la musculature offre un développement considérable relativement à celui des autres systèmes et c'est elle qui, en grande partie, détermine la configuration du corps.

Elle constitue les muscles latéraux du tronc ou muscles pariétaux. Ces muscles dérivent directement des myotomes et gardent toujours l'empreinte de cette origine. Dans les premiers temps de la vie ils reproduisent à peu près la disposition des myotomes et forment des segments consécutifs régulièrement sériés de la tête à la queue. Toutefois, au lieu de former des quadrilatères verticaux perpendiculaires à l'axe sagittal comme au début, ils se plient en V à ouverture tournée du côté caudal (fig. 148). Les myoseptes qui les séparent sont naturellement pliés de la même manière et forment une série d'angles

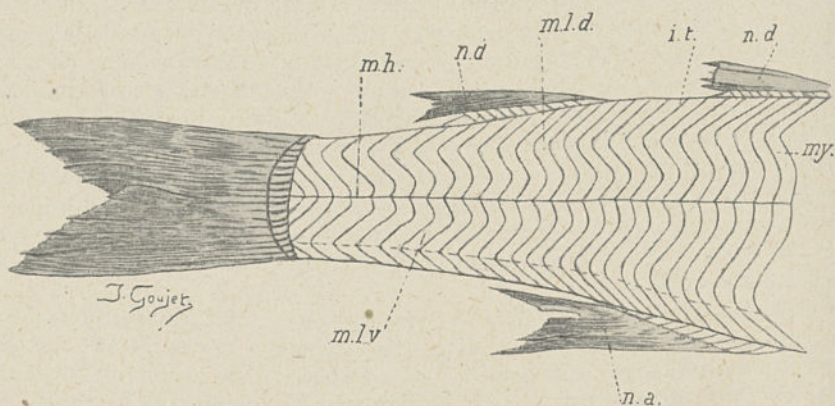


FIG. 149. — Musculature de la queue d'un Téléostéen (Muge), pour montrer la direction des myoseptes.

i. t., inscriptions tendineuses; — *m. h.*, myosepte horizontal; — *m. l. d.*, muscles latéro-dorsaux; — *m. l. v.*, muscles latéro-ventraux; — *my.*, myomère ou segment musculaire; — *n. a.*, nageoire anale; — *n. d.*, nageoires dorsales.

ouverts en arrière et parallèles entre eux. Ces cloisons fibreuses séparant les myomères sont dès lors très nettes, elles s'étendent du squelette axial jusqu'à la peau à la face profonde de laquelle elles s'insèrent (inscriptions tendineuses). En outre, dès ce moment, chez la plupart des Poissons, et à quelques exceptions près (Cyclostomes), les myomères sont partagés en deux moitiés, l'une dorsale et l'autre ventrale, par une cloison connective, le *myosepte horizontal* qui s'insère sur la colonne vertébrale d'une part et sur la peau d'autre part en suivant au niveau de cette dernière la ligne latérale. Le myosepte horizontal permet de diviser les muscles latéraux en latéro-dorsaux et latéro-ventraux, division fort importante parce qu'elle correspond en même temps à une innervation spéciale, les latéro-dorsaux étant innervés par la branche dorsale, les latéro-ventraux par la branche ventrale du nerf segmentaire correspondant.

La forme simple du myomère en V ou en chevron, qui existe chez les em-

bryons des Poissons se complique bien vite d'une manière extrême. Chaque myomère fournit à ses extrémités dorsale et ventrale un prolongement qui se dirige en avant. De plus, au voisinage du sommet de l'angle primitif du V le myomère peut aussi se courber en arrière, de sorte que dans chaque moitié dorsale ou ventrale l'inscription tendineuse présente maintenant la forme d'un Z dont la barre médiane qui représente la partie moyenne du myomère conserve seule la direction primitive inclinée vers la queue. Mais ce n'est pas tout, le myosepte subit aussi des plissements dans le trajet qu'il parcourt entre la peau et le plan sagittal et présente sur les coupes horizontales des angles très marqués ouverts en avant ou en arrière suivant le niveau de la section. Ce plissement des myoseptes est dû aux mouvements de latéralité du corps et comme l'a fait remarquer AMANS, il reproduit les déformations que présente la surface d'arrachement d'un cône obtenue par torsion latérale. En un mot la surface des myomères au lieu de rester à peu près plane se déforme considérablement présentant des cônes rentrants ou saillants suivant les divers points de son étendue. C'est pour cela que sur la coupe transversale d'un Poisson les muscles forment des cercles concentriques emboîtés les uns dans les autres (J. MÜLLER). A ce sujet il y a lieu de faire une remarque : lorsqu'on examine une coupe macroscopique les cercles concentriques semblent très nombreux et l'on pourrait croire qu'un nombre considérable de myomères a été rencontré par la section. Il n'en est rien, cette apparence est due à ce que les fibres musculaires des myomères, à cause de la complexité de la surface de ces derniers, n'ont pas toutes une direction parallèle, mais forment des zones à fibres parallèles, juxtaposées à d'autres zones dont les fibres, également parallèles entre elles, ont une direction légèrement différente des précédentes. Ces zones paraissent distinctes sur les coupes macroscopiques à cause des jeux de la lumière sur les surfaces de section, mais au microscope cet aspect s'évanouit et on ne reconnaît plus qu'un ou deux cercles là où l'on en voyait un grand nombre.

Cette disposition compliquée s'observe de préférence à la queue où s'exécutent les mouvements les plus étendus et où l'absence de la cavité viscérale permet aux deux moitiés dorsale et ventrale de la musculature de présenter une forme à peu près identique. Elle résulte du fonctionnement même des muscles et s'établit peu à peu. Elle a certainement pour résultat d'augmenter

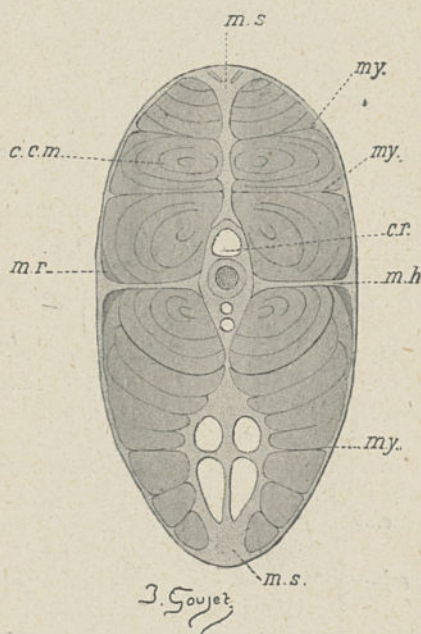


FIG. 150. — Coupe transversale de la queue d'un Téléostéen (Muge), pour montrer l'emboîtement des couches concentriques de fibres musculaires dans un même myomère.

c. c. m., couches concentriques de fibres appartenant à un même myomère; — c. r., canal rachidien; — m. h., myosepte horizontal; — m. s., myosepte sagittal; — my., myoseptes transverses; — m. r., muscles rouges.

considérablement le nombre des fibres insérées sur les myoseptes sans augmenter sensiblement la section transversale du corps au niveau considéré; en effet,

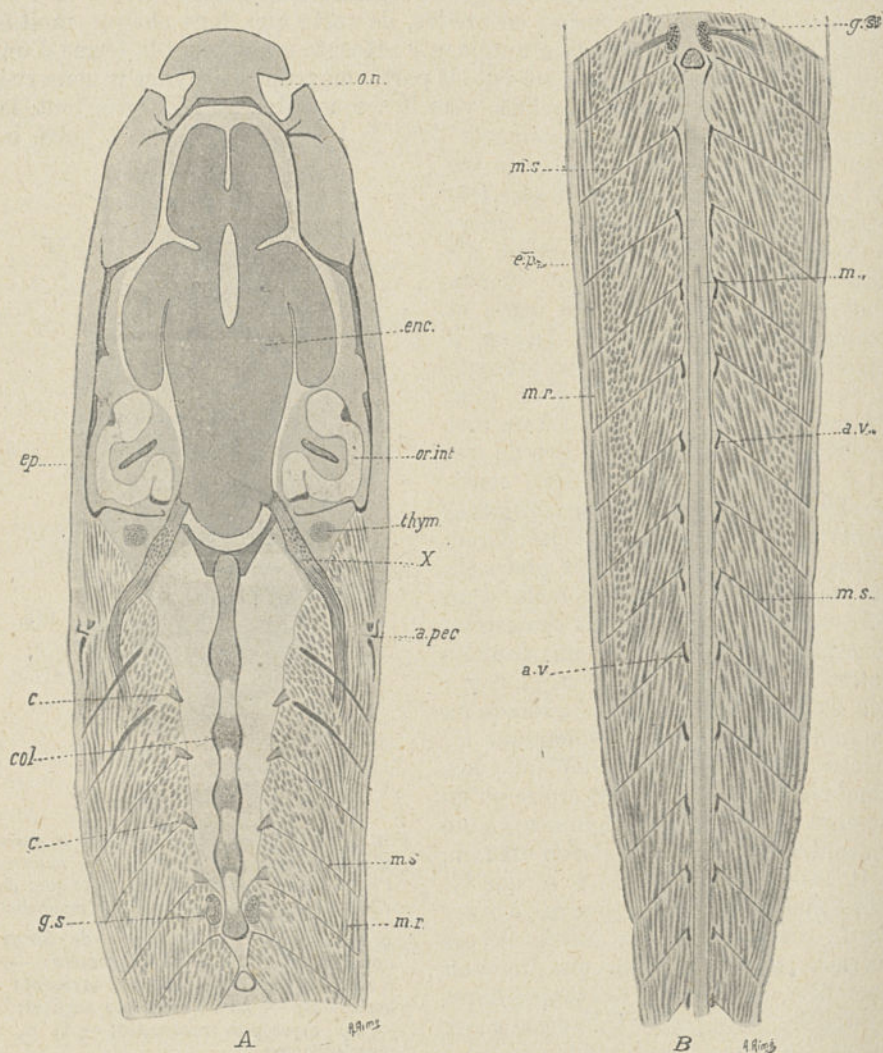


Fig. 151. — Coupe frontale d'un alevin de Poisson osseux (Muge), pour montrer la direction des fibres musculaires et leurs insertions.

A, partie craniale de la coupe. — B, la partie suivante de celle-ci.

a. pec., arc pectoral; — a. v., arcs vertébraux; — c., côtes; — col., colonne vertébrale; — enc., encéphale; — ép., épiderme; — g. s., ganglion spinal; — m., moelle; — o. n., orifice nasal; — or. int., oreille interne; — thym., thymus; — X, nerf vague; — m. r., muscles rouges; — m. s. myosepte.

au niveau des cônes décrits par les myoseptes les fibres prennent la disposition bipennée (WIKSTRÖM) et par conséquent s'étagent les unes au-dessus des

autres en se recouvrant partiellement au lieu de se ramasser toutes à la même hauteur.

Chez les Cyclostomes les feuillet musculaires s'étendent parallèlement les uns aux autres en s'insérant par leurs deux extrémités sur les myoseptes voisins. Ils ne s'attachent jamais aux cartilages de la colonne vertébrale et restent toujours purement interligamenteux (ANT. SCHNEIDER), sauf à l'extrémité antérieure du corps où quelques-uns s'insèrent sur le cartilage céphalique. Chez les Sélaciens les vertèbres ne reçoivent pas encore non plus d'insertions musculaires, mais les côtes en ont et les fibres les plus profondes des myomères s'attachent, d'une part à la côte, de l'autre à un myosepte. Chez les Poissons osseux ces muscles s'insèrent aussi sur le corps ou sur les arcs de la vertèbre comme sur les côtes et l'on a des fibres ostéo-ligamenteuses, mais les insertions osseuses sont toujours très peu nombreuses à côté des insertions ligamenteuses.

Les muscles latéro-dorsaux offrent la disposition la plus régulière; ils occupent à peu près exactement la moitié dorsale de l'animal, toutefois le myosepte qui les limite en bas n'est pas tout à fait horizontal, et au niveau de la cavité viscérale il peut être un peu infléchi vers le haut en suivant la courbure de la ligne latérale. Ces muscles s'étendent de la région occipitale jusqu'à la queue. Ceux du côté droit sont nettement séparés de ceux de l'autre côté par le myosepte sagittal épais dans lequel sont logées les apophyses épineuses.

Les muscles latéro-ventraux s'étendent depuis l'hyoïde jusqu'à la ceinture pectorale et de celle-ci à la queue. En réalité ils ne sont pas totalement interrompus par la ceinture pectorale, car une partie d'entre eux passe en dedans de cette dernière et se continue de part et d'autre de la ceinture, néanmoins pour la commodité on peut les diviser en trois parties: l'une s'étendant de la queue à la nageoire anale, l'autre de la nageoire anale à la ceinture pectorale, et enfin une dernière de la ceinture pectorale à l'appareil hyoïdien (muscles hypobranchiaux).

La première partie reproduit exactement la disposition des latéro-dorsaux correspondants.

La seconde, influencée par la présence de la cavité viscérale, est assez particulière. Elle est toujours formée de myomères, mais déjà, chez certaines espèces la direction des fibres dans ces derniers permet de distinguer une différenciation indiquant ce qui se produira plus tard chez les Amniotes. Sur les flancs les fibres des myomères deviennent fortement obliques et se dirigent caudo-cranialement et dorso-ventralement, comme les fibres de l'oblique interne des animaux terrestres. Ces fibres, tout en restant séparées par des myoseptes réguliers, jouent donc le même rôle que celles de l'oblique interne auxquelles on peut par suite les comparer (MAURER). Au voisinage du bord ventral les fibres reprennent une direction parallèle à l'axe et forment de chaque côté du plan sagittal un faisceau distinct que l'on a comparé aux grands droits de l'abdomen. La segmentation de ce dernier faisceau correspond en général avec celle du reste du système musculaire, mais il n'en est pas toujours ainsi et chez la Torpille le muscle droit de l'abdomen est découpé par quelques inscriptions tendineuses seulement en un nombre de segments beaucoup plus petit que celui des myomères de la même région.

Les muscles hypobranchiaux sont formés en partie de fibres qui continuent les droits, en partie de fibres qui prennent insertion sur la face craniale de la ceinture scapulaire (coracoïde) et se portent de là sur l'appareil hyoïdien et

sur la mandibule. Ils siègent donc en avant de la ceinture pectorale. Chez les Squales primitifs (*Heptanchus*) ils forment trois groupes de faisceaux : 1° un groupe latéral composé d'autant de faisceaux qu'il y a d'arcs branchiaux et qui

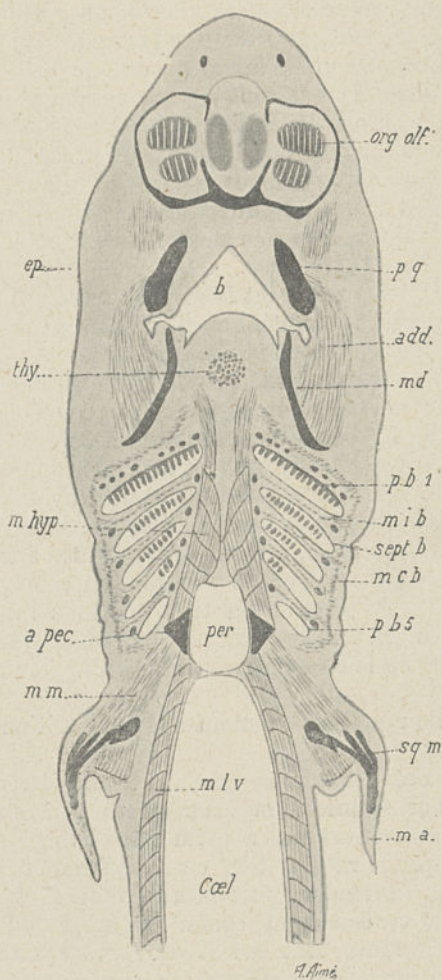


FIG. 152. — Coupe frontale d'un embryon de *Mustelus*, long de 65 millimètres, pour montrer la musculature (muscles latéraux, muscles hypobranchiaux, quelques muscles viscéraux).

add., muscle adducteur de la mandibule; — *a. pec.*, arc pectoral; — *b.*, bouche; — *Cæl.*, cœlome; — *ép.*, épiderme; — *m. a.*, membre antérieur; — *md.*, mandibule; — *m. hyp.*, muscles hypobranchiaux; — *m. i. b.*, muscles interbranchiaux; — *m. c. b.*, muscle constrictor des branchies; — *m. l. v.*, muscles latéro-ventraux; — *mm.*, muscles des membres; — *p. b. 1...*, *p. b. 5*, première à cinquième poches branchiales; — *p. q.*, palato-carré; — *sept. b.*, septum branchial; — *sq. m.*, squelette du membre; — *thy.*, thyroïde.

s'insèrent d'une part sur le coracoïde, de l'autre sur un arc branchial (muscles coraco-branchiaux); 2° un faisceau moyen pour l'hyoïde (muscle coraco-hyoïdien); enfin 3° un faisceau médial pour la mandibule (muscle coraco-man-

dibulaire). Ces muscles, bien que d'origine spinale, prennent comme on le voit, une grande part à la constitution de la musculature des arcs qui résulte ainsi du concours de deux ordres de muscles (viscéraux et spinaux). Les muscles hypobranchiaux présentent (coraco-branchiaux) quelques inscriptions tendineuses, mais beaucoup moins nombreuses qu'elles devraient l'être si elles correspondaient aux myoseptes de la même région. Ces muscles dérivés des premiers somites post-auditifs sont innervés par les premières paires rachidiennes et par les derniers nerfs spino-occipitaux (voy. fig. 202, p. 359).

Les muscles des nageoires paires sont formés par le bourgeonnement de la portion ventrale des myotomes. Ils sont peu développés et par suite incapables de modifier l'aspect général de la musculature dominé par la disposition régulière des myomères. Ils forment des faisceaux accolés aux ceintures d'où ils se portent sur le membre correspondant. A la ceinture pectorale ces muscles sont placés sur les faces craniale et caudale de l'arc squelettique dans des sortes de gouttières ou de loges ménagées pour les recevoir.

Chez les Sélaciens on trouve en outre deux muscles propres à la ceinture scapulaire : le trapèze et le latéro-scapulaire. Le trapèze est formé par des fibres superficielles qui vont du bord cranial de l'arc scapulaire à l'aponévrose qui recouvre en partie les orifices branchiaux. C'est sans doute un muscle viscéral, on en reparlera avec ces derniers. Le latéro-scapulaire est formé par les fibres les plus superficielles d'un certain nombre de myomères des muscles latéro-ventraux placés immédiatement en arrière de la ceinture scapulaire.

Les muscles des membres impairs sont représentés par de petits faisceaux placés dans le septum sagittal et qui meuvent les rayons de ces membres. Ils sont produits par de petits bourgeons des angles dorsal et ventral des myotomes (DOHRN) correspondant à la région où se trouveront plus tard les nageoires impaires. Il y a en général trois ou quatre bourgeons pour un myotome. Ils se séparent bientôt de ce dernier et forment de petits muscles verticaux placés dans l'épaisseur du septum sagittal. Ces muscles ne jouent aucun rôle dans la configuration du corps et comme ils manquent chez les Amniotes, on n'en parlera pas davantage.

La musculature des Poissons se distingue essentiellement de celle des Amniotes parce qu'elle n'agit pas ainsi dire pas directement sur le squelette. En dehors des extrémités craniale et caudale et de quelques points d'appui pris sur le squelette, elle s'attache presque exclusivement sur des ligaments (les myoseptes transverses) qui transmettent son action au squelette. Ce dernier, loin d'agir comme un levier mu directement par les muscles, réagit surtout à la manière d'un appareil élastique destiné à rétablir le corps dans sa forme primitive après qu'il en a été écarté, comme on l'a dit plus haut (voy. p. 184). Sur un appareil ainsi disposé les muscles produisent presque exclusivement des mouvements de latéralité, les latéro-ventraux ou les latéro-dorsaux en se contractant isolément peuvent bien produire un certain abaissement ou un relèvement de la colonne, mais ces mouvements jouent un rôle très faible chez les Poissons.

La musculature des Amphibiens est d'abord constituée comme celle des Poissons. Elle se modifie ensuite lors de la métamorphose, particulièrement chez les Anoures, qui s'éloignent fortement à ce point de vue des Urodèles chez qui les rapports primitifs sont bien mieux conservés. Les modifications de la musculature des Amphibiens sont liées à leur adaptation à la vie terrestre et s'effectuent dans le même sens que celles observées chez les Amniotes; elles seront étudiées en même temps qu'elles.

§ 3. — Musculature spinale des Amniotes.

La musculature des Amniotes se laisse dériver aisément de celle des Ichthyopsidés, mais elle est fortement modifiée par suite de deux facteurs principaux : 1° le grand développement de la cavité viscérale ; 2° l'importance croissante de la musculature des membres (adaptation à la vie terrestre).

Elle est formée comme chez les Poissons de muscles latéro-dorsaux et latéro-ventraux.

Les latéro-dorsaux se différencient de ceux des Poissons en ce qu'ils prennent tous des insertions osseuses ; leurs fibres, d'interligamenteuses qu'elles étaient chez ces animaux, deviennent interosseuses. Les plus profondes s'étendent d'une vertèbre à celle qui la précède ou à celle qui la suit et restent par conséquent métamériques ; d'autres, plus longues, sautent un ou deux segments avant de prendre une nouvelle insertion ; les plus superficielles enfin forment des faisceaux de grande longueur recouvrant un nombre variable de segments et leur métamérie primitive est tout à fait perdue. Ces deux dernières catégories de faisceaux musculaires résultent de l'accolement bout à bout des fibres de plusieurs myotomes.

Le mode de formation de ces muscles a été suivi chez les Amphibiens Anoures. Lorsque leurs larves, qui ont d'abord des fibres purement interligamenteuses, se métamorphosent, les faisceaux interligamenteux sont résorbés et il se forme des fibres interosseuses, qui s'étendent entre les diverses pièces du squelette comme chez les Amniotes (ANT. SCHNEIDER).

La musculature présente donc dans son évolution depuis les Cyclostomes jusqu'aux Amniotes une série d'étapes que l'on peut avec ANT. SCHNEIDER caractériser de la manière suivante : 1° la musculature est *primaire*, elle est formée uniquement de fibres répondant aux myomères primitifs et s'insérant aux myoseptes ; ce sont les muscles interligamenteux (Cyclostomes) ; 2° les fibres, répondant toujours aux myomères primitifs, s'insèrent pour la majeure partie sur le myosepte, pour le reste sur des pièces du squelette (Sélaciens, Urodèles), ce sont les muscles ostéo-ligamenteux ; 3° la musculature est *secondaire* et formée de fibres répondant à un ou à plusieurs myomères, soudées bout à bout et s'insérant sur des pièces squelettiques (muscles interosseux), (Amphibiens Anoures adultes, Amniotes).

Pour donner une idée de la musculature des Amniotes on peut énumérer les muscles de l'Homme en les rattachant aux deux groupes fondamentaux de muscles décrits chez les Poissons, les latéro-dorsaux et les latéro-ventraux, puis indiquer ensuite la disposition des muscles de la racine des membres, qui, se mêlant à ceux du tronc, viennent compliquer leur disposition et modifier la forme de l'ensemble. Les muscles des membres sont trop spéciaux pour être décrits ici, et nous renvoyons pour leur étude au chap. VI du livre de WILDER indiqué à la bibliographie.

1° *Muscles latéro-dorsaux*. — Les muscles latéro-dorsaux sont représentés chez l'Homme, dans la colonne cervicale, par les *petits et grands droits postérieurs*, *petits et grands obliques*, *petit et grand complexus*, *splénius*, et dans la région dorsale par les muscles *spinaux* proprement dits. A cause du grand développement de la cavité viscérale ils sont resserrés au voisinage de la ligne

médiane et ne dépassent guère latéralement la partie la plus interne des côtes;

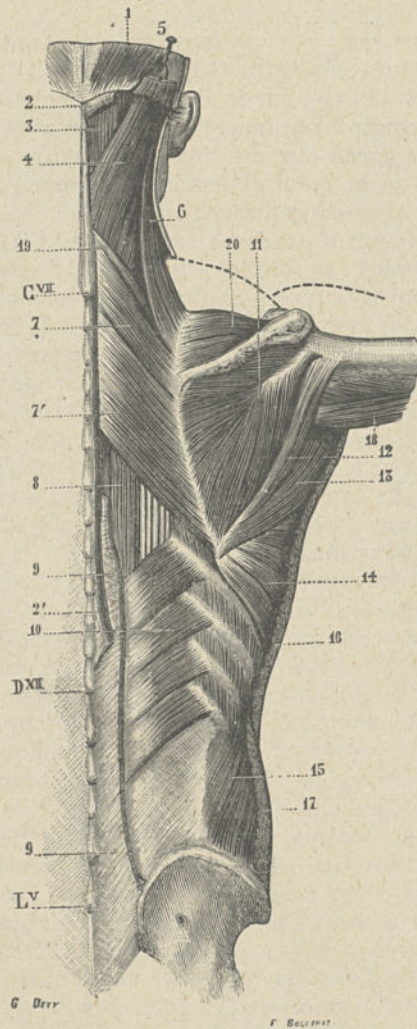


FIG. 153. — Muscles de la région postérieure du tronc, deuxième couche, d'après TESTUT.

1, muscle occipital; — 2, extrémité supérieure du trapèze; — 3, grand complexus; — 4, splénius; — 5, extrémité supérieure du sterno-cléido-mastoidien, érignée en haut; — 6, angulaire de l'omoplate; — 7, 7', petit et grand rhomboïde; — 8, muscles spinaux; — 9, 9, extrémité interne du grand dorsal; — 10, petit dentelé postérieur et inférieur; — 11, sous-épineux; — 12, petit rond; — 13, grand rond; — 14, grand dentelé; — 15, petit oblique; — 16, coupe du grand dorsal; — 17, coupe du grand oblique; — 18, longue portion du triceps brachial; — 19, petit dentelé postérieur et supérieur, débordant le rhomboïde; — 20, sus-épineux; — C.VII, septième vertèbre cervicale; — D.XII, douzième vertèbre dorsale; — L.V, cinquième vertèbre lombaire.

par conséquent, ils occupent, sur une section transversale du corps faite au niveau de la cavité viscérale, une étendue beaucoup moins grande que dans une

section correspondante faite chez un Poisson. Ces muscles sont tous innervés par les rameaux dorsaux des nerfs segmentaires correspondants.

2° *Muscles latéro-ventraux.* — Les muscles latéro-ventraux présentent une disposition beaucoup plus compliquée. Certains subissent des déplacements considérables et viennent s'insérer sur la ligne des apophyses épineuses (rhomboïde), aussi faut-il recourir à leur innervation pour reconnaître leur origine.

On peut distinguer parmi eux des muscles spinaux, spino-costaux, intercostaux, des muscles de la paroi abdominale y compris les grands droits de l'abdomen, enfin les muscles hypobranchiaux.

Spinaux. — Les spinaux s'attachent exclusivement à la colonne ou bien vont de la colonne au crâne : ce sont les *petit et grand droits antérieurs* de la tête et le *long du cou*. Ces muscles placés en avant de la colonne vertébrale forment une partie du groupe des muscles hypo-squelettiques de HUXLEY.

Spino-costaux. — Les spino-costaux vont de la colonne aux côtes : ils sont représentés par le *scalène postérieur* qui s'étend des apophyses transverses cervicales aux côtes et qui agit comme releveur de ces dernières ; par les *surcostaux* ainsi que par le *petit dentelé postérieur et supérieur*, tous deux également releveurs des côtes ; enfin par le *carré des lombes* et par le *petit dentelé postérieur et inférieur* qui peuvent être considérés tous deux comme abaisseurs des côtes. Les petits dentelés postérieurs dérivent sans doute d'un muscle commun dilateur de la cage thoracique (GEGENBAUR).

Intercostaux. — Il faut rapprocher des muscles intercostaux le *scalène antérieur* et le *scalène moyen* étendus entre l'apophyse costale des cervicales et les premières côtes. Les intercostaux proprement dits forment des plans musculaires dont l'orientation des fibres est identique à celle des muscles latéraux de la paroi abdominale. L'*intercostal externe* a ses fibres dirigées dorso-ventralement et cranio-caudalement, comme le grand oblique. L'*intercostal interne* croise perpendiculairement le précédent comme le fait l'oblique interne (direction dorso-ventrale et caudo-craniale). Enfin, il existe en dedans de la cage thoracique un troisième muscle aplati dont les fibres sont dirigées transversalement, c'est le *triangulaire du sternum* ou le transverse du thorax des Allemands.

Muscles de la paroi abdominale. — Les muscles des parois latérales de l'abdomen sont disposés de la même manière et comprennent l'*oblique externe* à fibres descendantes, l'*oblique interne* à fibres ascendantes et le *transverse* à fibres annulaires. Les muscles obliques ne présentent plus chez l'Homme leur métamérie primitive, cependant l'oblique externe la conserve encore et se montre coupé par des intersections tendineuses chez le Lapin, chez divers Prosimiens et Mammifères inférieurs.

Cette musculature de la paroi abdominale se montre formée, là où on peut suivre son développement (Amphibiens), par des muscles secondaires dans le sens d'ANT. SCHNEIDER. Ainsi chez les Urodèles au début les obliques externe et interne dérivent directement des myotomes et sont métamériques, plus tard en dehors de l'oblique externe primaire s'en forme un second (oblique externe superficiel, MAURER), en dedans de l'oblique interne naît le transverse et de même à la partie ventrale des droits primaires se développe un droit superficiel. Tous ces muscles secondaires sont caractéristiques de la vie terrestre et chez les Caducibranches ils l'emportent sur les primaires après la métamorphose.

Droits de l'abdomen. — Les muscles droits de l'abdomen s'étendent chez les animaux primitifs du bassin à la ceinture pectorale et se continuent chez les

Urodèles avec les hypobranchiaux en formant les muscles pubo-hyôidiens. Chez les Mammifères ils sont beaucoup plus courts, à cause de l'interposition d'un sternum assez allongé. Ils sont partagés par des intersections tendineuses en un certain nombre de segments toujours plus faible que celui des myomères de la

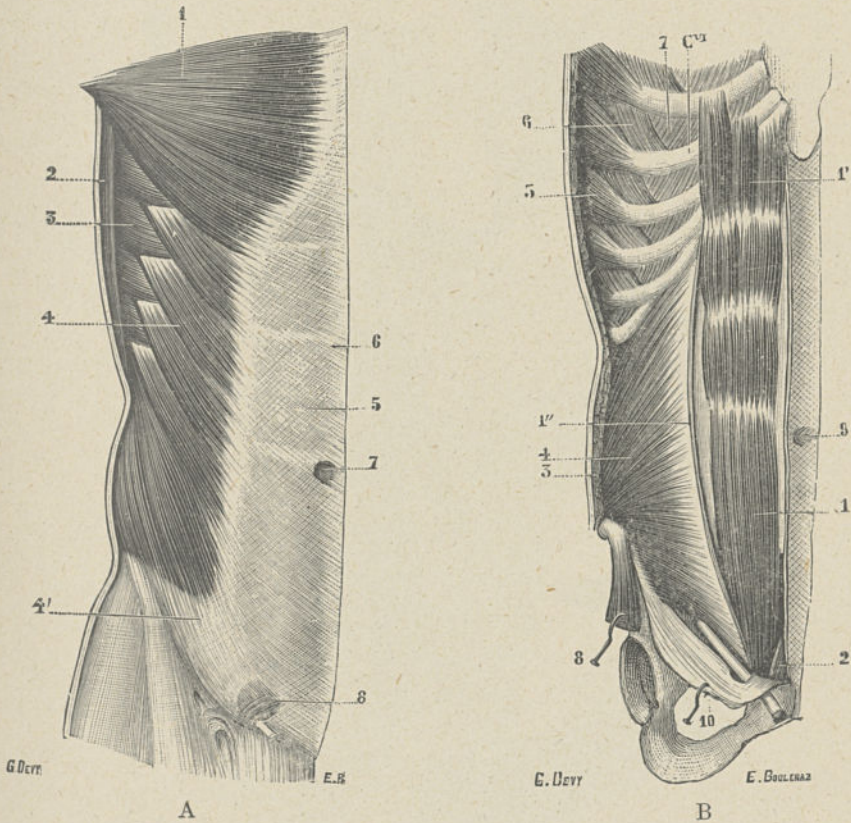


FIG. 154. — A, muscles de l'abdomen, vus par leur face antérieure, couche superficielle.

B, muscles de l'abdomen, vus par leur face antérieure, deuxième couche, d'après TESTUT.

- A. — 1, grand pectoral; — 2, grand dorsal; — 3, grand dentelé; — 4, grand oblique de l'abdomen avec 4' son aponévrose d'insertion; — 5, muscle grand droit de l'abdomen, renfermé dans sa gaine; — 6, ligne blanche; — 7, ombilic; — 8, canal inguinal.
- B. — 1, muscle grand droit dont la gaine a été coupée sur les côtés; — 1', ses faisceaux d'insertion aux cinquième, sixième et septième côtes; — 1'', coupe du feuillet antérieur de sa gaine; — 2, muscle pyramidal; — 3, coupe du muscle grand oblique; — 4, muscle petit oblique; — 5, grand dentelé; — 6, intercostaux externes; — 7, intercostaux internes; — 8, muscle couturier; — 9, ombilic; — 10, aponévrose du grand oblique, sectionnée et érignée en bas pour laisser voir le cordon inguinal; — C^{vi}, sixième côte.

région correspondante. Ainsi le droit de *Nycticebus* n'a que neuf inscriptions tendineuses, tandis qu'il est innervé par onze-treize paires de nerfs spinaux indiquant autant de myomères; chez *Cheiomys* il présente quatre intersections seulement pour onze myomères.

Muscles hypobranchiaux. — Les muscles hypobranchiaux sont représentés par la série des muscles qui vont du sternum à l'hyoïde et à la mandibule (sterno-hyoïdien, omo-hyoïdien, sterno-thyroïdien, génio-hyoïdien, mylo-hyoïdien). Ces

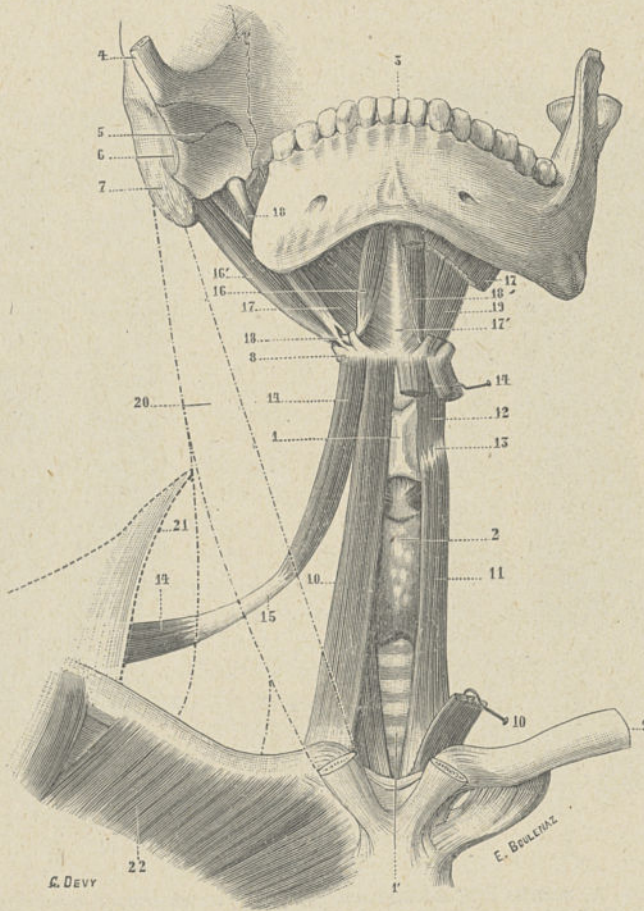


FIG. 155. — *Muscles sus et sous-hyoïdiens*, d'après TESTUT.

1, cartilage thyroïde; — 1', trachée; — 2, corps thyroïde; — 3, maxillaire inférieur; — 4, apophyse zygomatique; — 5, cavité glénoïde du temporal; — 6, conduit auditif externe; — 7, apophyse mastoïde; — 8, grande corne de l'os hyoïde; — 9, clavicule; — 10, muscle sterno-cléido-hyoïdien, réséqué à gauche pour laisser voir : 11, le muscle sterno-thyroïdien; 12, le muscle thyro-hyoïdien; 13, la corde ligamenteuse séparant ces deux derniers muscles; — 14, muscle omo-hyoïdien; — 15, son tendon intermédiaire; — 16, ventre antérieur et 16', ventre postérieur du digastrique; — 17, muscle mylo-hyoïdien; — 17', raphé sus-hyoïdien; — 18, muscle stylo-hyoïdien; — 18', muscle génio-hyoïdien; — 19, muscle hyo-glosse; — 20, sterno-cléido-mastoïdien; — 21, trapèze; — 22, grand pectoral.

muscles ont perdu toute disposition métamérique et n'offrent plus d'intersections tendineuses. Leur nature segmentaire est encore affirmée cependant par quelques-uns qui ont gardé une disposition intersegmentaire, comme le thyro-hyoïdien. A cause de leur innervation on peut aussi leur rattacher les muscles

propres de la langue (génio-et hyoglosse, etc.). On peut aussi, avec GEGENBAUR, rattacher le diaphragme, en tant que muscle, au groupe des hypobranchiaux. On trouve en effet chez certains Urodèles que les intersections tendineuses des

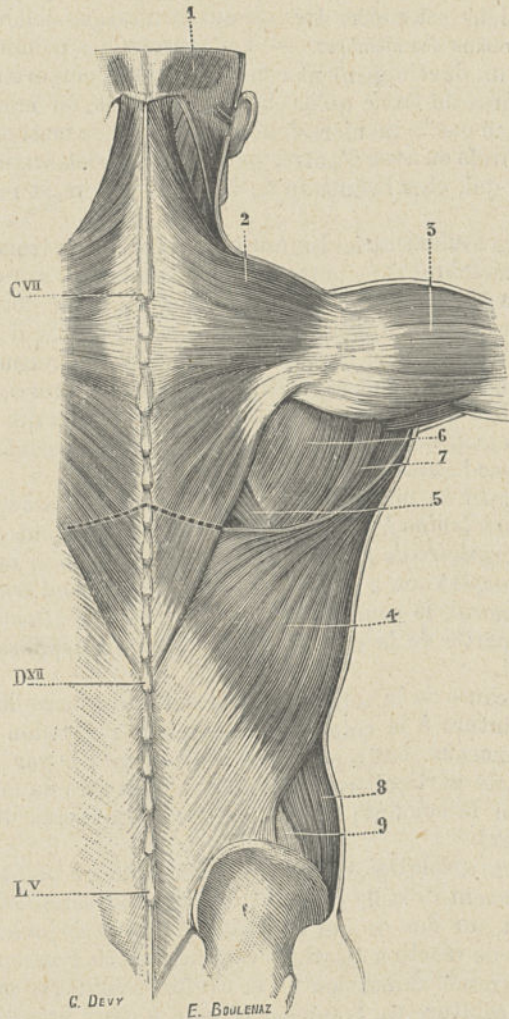


FIG. 156. — Muscles de la région postérieure du tronc, couche superficielle, d'après TESTUT.

1, muscle occipital; — 2, trapèze; — 3, deltoïde; — 4, grand dorsal; — 5, rhomboïde; — 6, sous-épineux; — 7, petit rond; — 8, grand oblique; — 9, triangle de Petit, compris entre le grand dorsal, le grand oblique et la crête iliaque; — C^{VII}, septième vertèbre cervicale; — D^{XII}, douzième dorsale; — L^V, cinquième lombaire.

muscles sterno-hyoidiens entrent en rapport étroit avec le péricarde. A cause de la relation constante que ce muscle garde avec le péricarde chez les Mammifères on peut supposer que certaines fibres de la musculature hypobranchiale auraient passé dans le septum transversum pour former la partie ventrale (costo-

phrénique) du diaphragme. Ainsi s'expliquerait l'innervation de ce muscle par des racines cervicales. La partie costo-lombaire se développerait plus tard. Ceci est donné purement à titre d'indication d'un rattachement possible du diaphragme à la musculature générale. Le développement phylogénique du diaphragme musculaire est encore très obscur et n'est pas éclairé par l'ontogénie.

Muscles de la racine des membres. — Les muscles des membres prennent chez les Mammifères un développement considérable et l'emportent en volume sur les muscles propres du tronc qu'ils recouvrent plus ou moins. Leur arrangement est influencé par la manière dont les ceintures se mettent en rapport avec la colonne vertébrale ou avec d'autres parties du squelette axial. Il est plus compliqué à l'épaule qui, chez beaucoup de Mammifères, n'est reliée au tronc que par des muscles.

On envisagera seulement ici les muscles qui vont du tronc à la ceinture ou à la racine des membres sans entrer dans l'examen des muscles propres à ces derniers. Ces muscles qui se mêlent avec ceux du tronc doivent en effet être bien connus pour être distingués de ces derniers. A l'épaule il faut citer d'abord un plan superficiel formé par le *trapèze*. Le trapèze qui recouvre largement les muscles latéro-dorsaux paraît répondre à un muscle viscéral, car il est innervé par le nerf spinal; il en est de même du *sterno-mastoïdien* qui semble formé par le bord latéral du trapèze, séparé de lui et émigré ventralement. Ces deux muscles seront étudiés avec la musculature viscérale.

Il faut distinguer ensuite des muscles allant de l'épine à la ceinture ou à la racine du membre (*spino-huméraux*, GEGENBAUR); ce sont : le *grand dorsal*, le *rhomboïde*, l'*angulaire de l'omoplate*. Enfin, les autres se portent de la paroi thoracique à l'omoplate ou à l'humérus, ce sont : le *grand dentelé*, le *grand pectoral*, le *petit pectoral*, le *sous-clavier*. Tous les autres, allant de la ceinture à l'humérus, font partie de la musculature propre du membre et peuvent être laissés de côté ici.

Au bassin, à cause de la solidité de l'articulation sacro-iliaque, les muscles rattachant la ceinture à la colonne ont subi une régression considérable, les muscles spino-fémoraux sont représentés simplement : 1° par le *grand psoas* qui a une situation très particulière et qui dérive peut-être de faisceaux de l'iliaque ayant envahi la colonne; 2° par les faisceaux sacrés du *grand fessier* et 3° par le *pyramidal*.

La musculature axiale des Amniotes se comporte au point de vue fonctionnel tout différemment de celle des Poissons. Elle est formée de muscles s'insérant directement sur des os qui constituent autant de leviers et non plus de simples appareils de réaction élastique comme chez les Poissons. De plus, corrélativement à la grande dimension de la cavité viscérale, la partie proprement axiale de la musculature du tronc est réduite à deux bandes étroites, placées le long des bords dorsal et ventral, les droits de l'abdomen et les muscles spinaux (droits du dos d'ANT. SCHNEIDER); le reste est employé aux parois de la cavité viscérale. Ces muscles axiaux au lieu de produire des mouvements latéraux produisent des mouvements de haut en bas ou dorso-ventraux et inversement. Les muscles spinaux servent à supporter la colonne et par elle le corps de l'animal. Leur mode d'action est donc absolument différent de celui des muscles correspondants des Ichthyopsidés. Ce fonctionnement reste le même pour les Mammifères pisciformes et les Cétacés se meuvent à l'aide de déplacements dorso-ventraux de leur queue dont la nageoire caudale est orientée dans le plan horizontal au lieu de l'être dans le plan sagittal.

BIBLIOGRAPHIE

- J. MÜLLER. *Vergleichende Anat. der Myxinoïden*. Erster Theil, Osteologie und Myologie, 1835. — GRENACHER. *Beiträge zur näheren Kenntnis der Muskulatur der Cyclostomen und Leptokardier*. Zeitschr. f. Wissensch. Zool., Bd XVII, 1867. — ANT. SCHNEIDER. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*. Berlin, 1879. — AMANS. *Comparaison des organes de la locomotion aquatique*. Ann. Sc. nat. zool., T. VI, 1888. — M. FÜRBRINGER. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*, Bd II, 1888. — C. GEGENBAUR. *Traité d'Anatomie humaine*. Traduction C. Julin, 1889. — KOLLMANN. *Die Rumpsegmente menschlicher Embryonen*. Arch. f. Anat. u. physiol. Anat., Abt., 1891. — FISCHER. *Zur Entwicklung der ventralen Rumpf- und Extremitätenmuskulatur bei Vögeln und Säugetieren*. Morph. Jahrb., Bd XXIII, 1895. — WIRKSTRÖM. *Ueber die innerv. und d. Bau d. Myomeren der Rumpfmusk.*, etc. Anat. Anz., T. XIII, 1897. — H. V. NEAL. *The Development of the Hypoglossus Musculature in Petromyzon and Squalus*. Anat. Anz., Bd 13, 1897. — L. BOLK. *Die Segmentdifferenzierung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten*, etc... Morphol. Jahrb., Bd 25, 1898. — CORNING. *Ueber die Entwicklung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien*. Morphol. Jahrb., Bd XXVIII, 1899. — ENGERT. *Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln*, Morphol. Jahrb., Bd XXIX, 1900. — M. FÜRBRINGER. *Zur vergleichenden Anatomie des Brutschulterapparates und der Schultermuskeln*. Jen. Zeitschr., Bd XXXIV, 1900. Iena Zeitschr., Bd XXXVI, N. F., XXIX, 1902. — G. WEISS. *Le muscle dans la série animale*. Rev. gén. des sciences, T. 12, 1901. — WR. GÖSSNITZ. *Beitrag zur Diaphragmafrage*. R. Semon's Zool. Forschungsreise in Australien, Bd 4, 1901. — L. VIALLETON. *Sur le Développement des muscles rouges chez quelques Téléostéens*. Comptes rendus de l'Assoc. des Anatomistes, 1902. — FAVARO. *Intorno ai muscoli dorsali dei Lacertidi*. Monit. Zool. ital., Anno XIV, 1904. — LE MÊME. *Sopra lo sviluppo dei muscoli ventrali del tronco nei Cheloni*. Anno XIV, 1903. — BARDELEBEN. *Muskelsystem und Mechanik*. Ergebn. d. Anat. und Entw., Bd 13, 1903, Bd 15, 1905. — F. MAURER. *Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe*. Handb. der vergleich. u. exper. Entw. der Wirbeltiere. O. Hertwig's, Bd III, T. 4, 1904. — A. BRACHET. *Contribution à l'étude... du diaphragme dorsal*. Mémoires de l'Acad. R. de Méd. de Belgique, T. 19, 1906. — D. BERTELLI. *Il significato del diaframma dorsale*. Anat. Anz., Bd 31, 1907. — H. BRAUS. *Ueber Frühstadien d. Schultermusk. b. Amphibien*. Verh. Anat. Gesellschaft, 1907. — H. H. WILDER. *History of the Human Body*. New-York, 1909.

II. — MUSCLES VISCÉRAUX.

Les muscles viscéraux dérivent de l'épithélium des cavités céphaliques. Il faut les examiner chez les Ichthyopsidés et particulièrement chez les Sélaciens où leur développement est le mieux connu et où ils offrent un type primitif, puis chez les Amniotes, et plus spécialement chez l'Homme.

§ 1^{er}. — Muscles viscéraux des Ichthyopsidés.

Pour BALFOUR, les « cavités céphaliques » qu'il découvrit chez les Sélaciens, dérivait de l'épithélium mésodermique des plaques latérales, subdivisé par la formation des poches branchiales en segments distincts. D'après les données plus récentes de FRONIER, le mésoderme des arcs n'a aucun rapport avec les plaques latérales et constitue une formation spéciale (voy. p. 39); quoi qu'il en soit les cavités céphaliques apparaissent toujours à un moment donné dans les arcs des Sélaciens, sous la forme d'un tube épithélial. Il y a dans la règle un seul tube épithélial (cavité céphalique) pour chaque arc; cependant pour VAN WIJKE la « cavité céphalique » de l'arc hyoïdien résulte de la fusion de deux cavités voisines, et par conséquent l'arc hyoïdien lui-même dérive de la fusion

de deux arcs primitifs. Les auteurs qui admettent un plus grand nombre de somites céphaliques que VAN WIJHE considèrent que d'autres arcs, comme le mandibulaire (KILLIAN, ZIMMERMANN), peuvent aussi posséder deux cavités céphaliques fusionnées. Mais à part ces arcs antérieurs les autres auraient une « cavité » unique. En arrière même, dans le dernier arc la cavité céphalique est très amoindrie et passe presque tout entière dans le péricarde.

Les tubes épithéliaux des cavités céphaliques s'aplatissent cranio-caudalement comme les arcs eux-mêmes et peuvent être divisés de ce fait en deux parties, l'une distale ou latérale, l'autre proximale ou médiale (voy. p. 66). Les arcs se développent de manière que leurs bords externes qui sont larges se recouvrent un peu en s'imbriquant. La partie distale du bourgeon musculaire suit ce mouvement et vient s'étaler sous la peau en formant une couche de fibres circulaires ou annulaires qui enveloppe latéralement le cou et qui, par sa contraction comprime la poche branchiale sous-jacente; c'est le muscle constricteur superficiel de l'arc subdivisé en constricteur dorsal et en constricteur ventral. Le constricteur se prolonge sur les poches branchiales qu'il recouvre, sauf au niveau de leur orifice externe. Sur le milieu de chaque poche il est interrompu par une intersection tendineuse qui le relie au constricteur de l'arc voisin et grâce à cette soudure des constricteurs de chaque arc il se forme un muscle continu exerçant sur l'ensemble des poches une action commune. Chaque segment du constricteur est innervé par le nerf de l'arc correspondant. En arrière de la dernière fente branchiale le constricteur se continue par un muscle qui s'attache à la ceinture scapulaire, le trapèze.

En dedans du constricteur les muscles dérivés de la partie du tube épithélial comprise entre la peau et l'arc cartilagineux forment les muscles du diaphragme branchial, souvent dénommés muscles interbranchiaux. La portion proximale du tube musculaire forme par sa partie moyenne un muscle puissant placé en dedans de l'arc cartilagineux et qui, unissant les deux moitiés ventrale et dorsale de ce dernier, les rapproche l'une de l'autre par sa contraction, c'est l'adducteur de l'arc, muscle dont l'action est limitée à l'arc auquel il appartient. Les extrémités de la portion proximale de l'ébauche musculaire donnent dorsalement les muscles arcuaux dorsaux qui peuvent imprimer aux arcs des déplacements les uns sur les autres, et ventralement les abducteurs des arcs qui écartent l'une de l'autre les deux moitiés de l'arc et ouvrent ce dernier.

Les mouvements des arcs ne sont pas seulement causés par les muscles viscéraux car les arcs reçoivent, comme on l'a vu page 273, des muscles myotomiques aussi bien à leur partie ventrale (muscles coraco-branchiaux), qu'à leur partie dorsale, chez les Sélaciens (muscles interbasaux ou épibranchiaux).

Au niveau des deux premiers arcs (mandibulaire et hyoïdien) la musculature est un peu plus compliquée par suite des fonctions nouvelles incombant aux parties et il se forme des muscles nouveaux, comme le montre le tableau ci-joint. Ces muscles dérivent essentiellement des mêmes ébauches que les précédents, mais ils ont pris des dispositions particulières. Le tableau suivant imité de WIEDERSHEIM donne une idée d'ensemble des muscles tant viscéraux que spinaux, qui entrent dans la constitution de la tête.

TABLEAU DES MUSCLES VISCÉRAUX ET SPINAUX DE LA TÊTE

A. — Muscles viscéraux.

NOMS DES MUSCLES.	NOMS DE LEURS NERFS
1° Muscles dérivés de la partie distale de l'ébauche musculaire.	
Constricteur superficiel, dorsal et ventral.....	VII à X.
Releveur de la lèvre supérieure. — Releveur de la nictitante.....	V.
Releveur du rostre. — Releveur de l'hyomandibulaire.....	} VII.
Dépresseur du rostre. — Dépresseur de la mandibule.....	
Dépresseur de l'hyomandibulaire.....	} IX et X.
Muscles interbranchiaux.....	
Trapèze.....	X.
2° Muscles dérivés de la partie proximale de l'ébauche.	
a) de sa partie dorsale. Muscles arcuaux dorsaux.....	IX et X.
b) de sa partie moyenne. } Adducteurs de la mandibule.....	V.
} Adducteurs des arcs.....	IX et X.
c) de sa partie ventrale. Abducteurs des arcs.....	IX et X.

B. — Muscles spinaux.

3° Muscles dérivés de la partie dorsale des myotomes (m. épibranchiaux).

a) M. subspinal.....	Nerfs occipitaux.
b) M. interbasaux.....	id. + 1 ^{er} nerf spinal.

4° Muscles dérivés de la partie ventrale des myotomes (m. hypobranchiaux).

Coraco-arcuaux, coraco-hyoïdien, coraco-mandibulaire.	les derniers occipitaux et les 1 ^{ers} spinaux.
---	---

Les muscles épibranchiaux manquent chez les Téléostomes, les Dipneustes et les Amphibiens.

§ 2. — Muscles viscéraux des Amniotes.

Les muscles viscéraux des Amniotes forment la musculature de la tête. L'étude comparative et l'établissement des homologies de ces différents muscles est une question très complexe qui ne peut être soulevée ici, mais on peut dire d'une manière générale que ces muscles peuvent se ramener à deux groupes : l'un superficiel, dérivé du constricteur des Sélaciens, comprend les muscles de la face, les orbiculaires, les muscles styliens; l'autre profond, comprend les muscles masticateurs, et représente les adducteurs des arcs.

Comme chez les Sélaciens, ces muscles se laissent diviser en groupes distincts, d'après leur innervation.

La V^e paire innerve tous les muscles masticateurs, le mylo-hyoïdien, le ventre antérieur du digastrique.

La VII^e paire dessert tous les muscles de la face (muscles de la mimique) y compris les orbiculaires et le buccinateur, les moteurs de l'aponévrose épi-

cranienne puis certains muscles de l'apophyse styloïde (stylo-hyoïdien, ventre postérieur du digastrique, muscle du marteau).

La IX^e paire donne des filets à ces derniers muscles et se confond avec la VII^e paire pour leur innervation et celle d'autres petits faisceaux.

La X^e paire donne les nerfs moteurs des muscles du larynx qui sont des muscles viscéraux. Toutefois ces nerfs moteurs doivent être attribués à la XI^e paire, simple différenciation de la X^e et qui innerve aussi le trapèze et le sterno-cléido-mastoïdien.

Parmi ces muscles, tous ceux qu'innerve le facial répondent au constricteur superficiel des Sélaciens. Ils proviennent ontogéniquement du voisinage du II^e arc (RABL), et de là s'étendent en avant et en arrière pour former la musculature de la face et le peaucier du cou. Cette musculature paraît primitivement formée de deux couches que l'on rencontre encore chez les Mammifères inférieurs : l'une profonde à fibres transversales (*sphincter colli*) se prolonge sur la face où elle donne les muscles profonds (orbiculaires) et s'atrophie au cou, l'autre superficielle, à fibres longitudinales, donne en arrière le peaucier du cou, en avant les muscles qui ont une direction parallèle à l'axe ou rayonnante par rapport aux orifices naturels. Chez les Prosimiens les différents muscles de la face sont encore mal différenciés les uns des autres et le peaucier du cou (*platysma*) se prolonge sur la face en une couche presque partout continue, dans laquelle on commence seulement à voir, sous la forme de faisceaux plus nets, les muscles qui s'individualisent plus tard entièrement chez l'Homme.

La formation des muscles de la face atteint chez les Mammifères un développement considérable, car c'est chez eux seulement que les lèvres deviennent mobiles et charnues, bien séparées des gencives; chez les autres animaux les lèvres ne se distinguent pas du bord de la mâchoire ou constituent des replis simples sans musculature bien développée.

Le trapèze répond vraisemblablement au muscle de ce nom chez les Sélaciens. Comme lui il est innervé par la XI^e paire et s'étend en arrière de la région branchiale jusqu'à l'épaule. Le bord latéral du trapèze a fourni un muscle distinct qui s'est séparé de lui en se portant plus ventralement à chacune de ses extrémités, c'est le sterno-mastoïdien.

Les muscles hypobranchiaux sont fort développés; ils comprennent les sterno et omo-hyoïdiens, le thyro-hyoïdien, le génio-hyoïdien et les muscles propres de la langue qui en vertu de leur innervation doivent leur être rattachés.

BIBLIOGRAPHIE

- B. VETTER. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefern-muskulatur der Fische*. Jenaische Zeitschr., Bd VIII, 1874, Bd XII, 1878. — G. RUGE. *Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten*. Leipzig, 1887. — LE MÊME. *Ueber das peripherische Gebiet der Nervus facialis bei Wirbeltieren*. Festschr. für Carl Gegenbaur. Leipzig, 1897. — E. ALLIS. *The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva*. Journ. of Morph., XII, 1897. — L. DRÜNER. *Studien zur Anatomie der Zungenbein, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen*. I und II Theil. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontogenie der Tiere, Bd XV, 1901, Bd XIX, 1904. — LE MÊME. *Ueber die Muskulatur des Viszeralskeletts der Urodelen*. Anat. Anz., Bd XXIII, 1903. — F. MAURER. *Die Entwick. des Muskelsystems und der elektrischen Organe*. Handb. der vergleich. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere O. Hertwig's, Bd III, T. I, 1904.

Muscles de l'œil.

La place de la musculature oculaire dans l'ensemble du système musculaire n'est pas encore définitivement fixée.

Pour BALFOUR, VAN WIJHE ces muscles naissent des somites céphaliques, ils sont donc comparables aux muscles dérivés des myotomes. Le premier somite (cavité prémandibulaire) donne les muscles innervés par le moteur oculaire commun, c'est-à-dire les droits supérieur, inférieur, interne et l'oblique inférieur; le deuxième donne le grand oblique (nerf trochléaire); le troisième, le droit externe (nerf de la VI^e paire). L'ordre de ces somites répond à leur rang d'avant en arrière, le côté interne ou médial de l'œil chez l'Homme étant en réalité le côté rostral ou le plus antérieur de l'œil, le côté externe ou latéral étant le plus caudal.

Ces données sont aussi admises par C. K. KOFFMANN avec la rectification que le grand oblique naitrait de la cavité céphalique du I^{er} arc, c'est-à-dire serait un muscle viscéral et non somitique. Les modifications apportées par FRORIEP à nos connaissances sur le développement des prétendus somites céphaliques doivent aussi être prises en considération. Toutefois cet auteur admet que, comme les somites, les parties qui donnent les muscles de l'œil représentent aussi du mésoblaste dorsal et qu'elles sont à ce point de vue comparables à ces derniers. Pour les Mammifères on est encore mal fixé sur le développement des muscles de l'œil. Chez ces animaux il s'ajoute un releveur de la paupière que par son innervation on peut faire dériver du droit supérieur (moteur oculaire commun)

BIBLIOGRAPHIE

- REUTER. *Ueber die Entwicklung die Augenmuskeln beim Schweim.* Anat., Hefte, Bd IX, 1897.
— CORNING. *Ueber die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur.* Morphol. Jahrb., Bd XXIX, 1900. — REX. *Zur Entwick. der Augenmuskeln der Ente.* Arch. f. mikros. Anat., Bd. LVII, 1901.

Organes électriques.

Les organes électriques doivent être étudiés avec le système musculaire parce qu'ils sont engendrés par une transformation de fibres musculaires striées dont le nerf devient un nerf électrique. Ils peuvent prendre naissance aussi bien aux dépens de muscles spinaux que de muscles viscéraux.

Ces organes se rencontrent sous deux formes principales : les organes électriques et les organes pseudo-électriques. Il vaut mieux appeler ces derniers organes électriques faibles (WIEDERSHEIM), car ils ont la même structure que les premiers dont ils ne diffèrent que par leur développement et par leur puissance.

Les organes électriques se rencontrent parmi les Sélaciens chez les Torpilles, et parmi les Téléostéens chez quelques Poissons anguilliformes du sous-ordre ancien et primitif des Physostomes, la Gymnote des fleuves sud-américains, le Malaptérure du Nil.

Les organes pseudo-électriques s'observent chez les Raies parmi les Sélaciens, et dans le groupe des Téléostéens chez *Mormyrus* et *Gymnarchus*.

L'éloignement des différents genres où on les rencontre indique qu'il n'y a **aucun** lien phylogénique entre les différents organes électriques observés et leur fait supposer un développement polyphylétique.

Les plus puissants appareils électriques appartiennent aux Gymnotes, puis viennent ceux du Malaptérure, enfin ceux des Torpilles. Ils servent à la défense de l'individu ou à la capture de ses proies; une Torpille longue de quarante centimètres est susceptible de foudroyer un Bar long de près de vingt centimètres, elle peut ensuite l'avaler tout entier lorsqu'il est tombé auprès d'elle.

Comme on l'a vu, on peut distinguer les organes électriques en spinaux et en viscéraux d'après la nature des muscles dont ils dérivent.

Les organes électriques spinaux sont les plus répandus, ils comprennent en effet tous ceux actuellement connus, moins ceux des Torpilles. Parmi eux ceux des Gymnotes proviennent des muscles latéro-ventraux de la queue, très longue, sur toute l'étendue de laquelle ils sont répandus. Ils sont innervés par les paires rachidiennes correspondantes dont plus de deux cents participent à leur innervation. Les organes faiblement électriques de divers Téléostéens ont la même origine et une innervation pareille; ceux des Raies dérivent des muscles latéro-dorsaux de la queue. Ceux du Malaptérure paraissent aussi dériver de muscles spinaux, mais probablement seulement de myotomes placés cranialement. Ils s'étendent ensuite en arrière recouvrant à peu près toute la surface du corps d'un manteau plus épais en avant, plus mince en arrière et interrompu seulement sur les deux bords dorsal et ventral puis au niveau des branchies et de la nageoire pectorale. Ils sont innervés de chaque côté par une nerf unique naissant d'une grosse cellule de la moelle énormément développée et placée entre l'origine des second et troisième nerfs cervicaux; ce nerf est formé d'une seule fibre géante s'étendant entre les muscles latéraux et l'organe électrique jusque vers la queue et donnant des rameaux à l'organe électrique sur toute cette longueur.

Les organes électriques viscéraux observés chez les Torpilles dérivent de la portion distale de l'ébauche musculaire des cinq premiers arcs viscéraux, et conformément à cette origine sont innervés par des rameaux appartenant aux Ve, VIIe, IXe et Xe paires. Toutes les fibres électriques de ces nerfs prennent naissance dans un gros lobe saillant du rhombencéphale, le lobe électrique.

BIBLIOGRAPHIE

- CH. ROBIN. *Sur un appareil qui se trouve sur les Poissons du genre des Raies et qui présente les caractères anatomiques des organes électriques*. Annales d. sc. natur., III^e série, Zool., T. VII. Paris, 1847. — J.-C. EWART. *The electrical organ of the Skate, Observations on the Structure, Relations, progressive Development and Growth of the electrical Organ of the Skate*. Philosoph. Trans. of the R. Society, London, 1893. — BALLOWITZ. *Zur Anatomie des Zitteraals (Gymnotus electricus) mit besonderer Berücksichtigung seiner electrischen Organe*. Arch. f. mikr. Anat., Bd L, 1897. — LE MÊME. *Ueber die Uebereinstimmung des feineren Baues der electrischen Organe bei den stark elektrischen und schwach electrischen Fischen*. Anat. Anz., Bd XIII, 1897. — OGNEFF. *Ueber die Entwicklung des elektrischen Organs bei Torpedo*. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt., 1897. — F. MAURER. *Die Entwick. des Muskelsystems und der elektrischen Organe*. Handb. d. vergleich. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. O. Hertwigs, Bd XIII, T. I, 1904.

CHAPITRE IV

APPAREIL DE L'INNERVATION

On peut réunir sous ce nom l'ensemble des organes préposés à la sensibilité et au dégagement des réactions que celle-ci met en jeu. Ces organes sont essentiellement caractérisés par la présence de fibres nerveuses ou de nerfs. Leur étude est habituellement présentée dans des chapitres distincts, mais cette division justifiée lorsqu'il s'agit d'exposer en détail l'anatomie des différents organes qui composent cet appareil ne se comprendrait plus ici où l'on doit grouper les parties d'après leur valeur morphologique et d'après leur genèse et où chaque chapitre est réservé à un tout morphologiquement distinct.

L'appareil de l'innervation est le plus complexe, le plus riche et — avec le système musculaire — le plus caractéristique de tous ceux qui concourent à l'organisation des Vertébrés. Intimement mêlé à presque tous les organes il pénètre dans ceux-ci plus profondément que le système sanguin, car il s'étend à travers les épithéliums que les vaisseaux n'abordent pas. Sa forme est étroitement liée à celle de l'organisme tout entier qu'elle permet de caractériser d'une manière parfaite.

Nous étudierons d'abord dans une première section le système nerveux proprement dit. La seconde section sera réservée aux organes des sens qui, conformément au plan général seront étudiés surtout au point de vue de leurs connexions et de leur rôle topographique.

SECTION I. — SYSTÈME NERVEUX

L'étude du système nerveux est divisée en trois articles : le premier renferme les généralités sur le développement et la constitution fondamentale de ce système; le second s'occupe du système nerveux central; le troisième est consacré au système nerveux périphérique y compris le système sympathique.

Pour étudier le système nerveux il faut consulter, en dehors des traités

généraux indiqués dans l'introduction et des mémoires qui seront cités à la fin de chaque article, les ouvrages spéciaux dont la liste suit :

FLECHSIG. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark*. Leipzig, 1876. — R. Y CAJAL, *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux*, trad. par Azoulay, 1895. — A. KÖLLIKER. *Handbuch der Gewebelehre*, 6^e Aufl., Bd II, 1896. — BECHTEREW. *Les voies de cond. du cerveau et de la moelle*, trad. fr. par Bonne, 1900. — VAN GEHUCHTEN. *Anatomie du système nerveux de l'Homme*. 3^e édit., 2 vol., 1900. — RAMON Y CAJAL. *Textura del sistema nervioso del Hombre y de los Vertebrados*. 2 vol., 1899-1904. — J. JOHNSTON. *The Nervous System of Vertebrates*. Philadelphia, 1906. — VAN GEHUCHTEN. *Les centres nerveux cérébro-spinaux, anatomie normale, etc.* Louvain, 1908. — L. EDINGER. *Vorles. über d. Bau d. nervösen Zentralorgane*. 7^e Aufl., Bd I, 1904; Bd II, 1908. — R. Y CAJAL. *Histologie comparée du système nerveux de l'Homme et des Vertébrés*. Édition française revue et mise à jour par l'auteur, traduite de l'espagnol par L. Azoulay, Paris. Vol. I, 1909.

ARTICLE I. — GÉNÉRALITÉS

Dans cet article sont rassemblées les notions préliminaires indispensables pour comprendre le système nerveux, c'est-à-dire : 1^o les faits principaux du développement qui nous font connaître la forme générale du système et les relations génétiques existant entre ses différentes subdivisions ; 2^o la nature de ses éléments histologiques et leurs connexions, ou si l'on veut, sa constitution fondamentale.

§ 1^{er}. — Développement du système nerveux.

La forme du système nerveux central est très étroitement liée à celle de la plaque neurale dont il dérive. Comme elle, il constitue un organe axial continu qui s'étend sur toute la longueur de l'embryon dorsalement à la chorde. Pour former le système nerveux central les bords de la plaque neurale se relèvent en une gouttière, la gouttière neurale, dont les côtés ou *replis médullaires* présentent un feuillet latéral mince (*feuillet corné*) qui se continue avec l'ectoderme du corps, et un feuillet médial plus épais (*feuillet neural*) qui formera les parois du système nerveux. Par accroissement des replis médullaires la gouttière tend à se fermer ; ses deux bords se rapprochent l'un de l'autre, le feuillet neural d'un côté se soude à celui de l'autre côté et forme ainsi un tube placé au-dessous du feuillet corné qui se soudant aussi à celui du côté opposé constitue une lame continue au-dessus du tube neural, c'est l'ectoderme dorsal. La fermeture du tube neural commence au niveau de ce qui sera plus tard le cerveau moyen. A partir de ce point elle progresse dans les deux sens et s'étend sur toute la longueur de la gouttière, sauf à son extrémité antérieure où il persiste encore pendant un certain temps un petit orifice, le neuropore antérieur et à son extrémité caudale où se trouve le canal neurentérique. Le tube neural ou névraxe offre une paroi épaisse sur les côtés, plus mince sur les lignes médianes dorsale et ventrale et qui entoure un canal central. Le névraxe est dès le début plus volumineux à son extrémité craniale, et cette disposition se manifeste déjà dans la plaque neurale qui chez beaucoup d'embryons est plus large à son extrémité céphalique.

La partie antérieure renflée du névraxe formera l'encéphale ou cerveau, la partie postérieure cylindrique deviendra la moelle épinière. La forme

extérieure de cette dernière change peu pendant le cours du développement; il n'en est pas de même de celle de la partie antérieure qui subit des modifications compliquées. Dans les descriptions de ce développement on part d'habitude d'un stade où l'extrémité antérieure du névraxe est subdivisée en trois vésicules cérébrales, les vésicules antérieure, moyenne et postérieure. Mais KUPFFER a décrit un stade un peu plus jeune où il y a seulement deux vésicules et qui permet une comparaison plus facile avec le névraxe d'*Amphioxus*. La plus antérieure de ces deux vésicules est l'*archencéphale*, la seconde, moins développée, est le *deuterencéphale*. L'*archencéphale* et le *deuterencéphale* sont séparés l'un de l'autre par un pli ventral saillant dans la cavité du névraxe, le pli encéphalique ventral. L'*archencéphale* répond à l'extrémité antérieure du névraxe de l'*Amphioxus*. Il présente comme celle-ci un orifice neuroporique, une paroi dorsale simple et une paroi ventrale plus compliquée, qui offre en avant du pli ventral une dépression marquée existant chez tous les Vertébrés à partir de l'*Amphioxus*, l'*infundibulum*. Le *deuterencéphale* qui suit l'*archencéphale* est

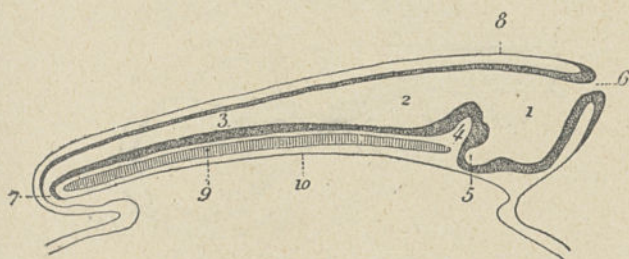


FIG. 157. — Coupe sagittale d'un embryon de Craniote avant la fermeture du neuropore antérieur (schématisque, d'après KUPFFER).

1, archencéphale; — 2, deuterencéphale; — 3, moelle; — 4, pli cérébral ventral; — 5, infundibulum; — 6, neuropore antérieur; — 7, canal neurentérique; — 8, ectoderme; — 9, chorde; — 10, entoderme.

un renflement peu prononcé du névraxe qui se continue en arrière dans la moelle. La chorde dorsale s'étend jusqu'au pli encéphalique ventral et par conséquent sous le *deuterencéphale*, mais elle ne dépasse jamais ce dernier et l'*archencéphale* est toujours préchordal, contrairement à ce qui se passe chez l'*Amphioxus*, où la chorde dépasse même l'*archencéphale* en avant. De chaque côté de l'*archencéphale* naît bientôt une vésicule latérale, la *vésicule optique primitive* qui prend un grand développement et qui est une acquisition nouvelle des Craniotes, car elle manque totalement à l'*Amphioxus*. Le neuropore antérieur se ferme et l'on trouve à sa place un léger diverticule de la cavité de l'*archencéphale*, le processus neuroporique. D'autre part il apparaît une troisième vésicule interposée aux deux précédentes, le cerveau moyen ou *mésencéphale*. Ce dernier ne se forme pas tant aux dépens de l'une ou de l'autre des deux vésicules précédentes que par accroissement interstitiel de la région du pli encéphalique ventral. Le sommet de ce pli devient le plancher de la vésicule moyenne dont le toit se sépare de celui des deux autres par de légers sillons transverses.

Les trois vésicules maintenant présentes sont : 1° en avant le *proscencéphale* ou cerveau antérieur qui répond à peu près à l'*archencéphale*; 2° le

mésencéphale ou cerveau moyen; 3° le *rhombencéphale* ou cerveau postérieur. Du côté dorsal la limite entre le prosencéphale et le mésencéphale est indiquée par un léger sillon transversal, dans la lèvre postérieure duquel se développera plus tard la commissure postérieure qui appartient toujours au cerveau moyen. La limite du cerveau moyen et du rhombencéphale est également donnée par un sillon, le sillon rhombo-mésencéphalique, dont la lèvre postérieure renfermera plus tard la commissure cérébelleuse. Du côté ventral la limite de ces vésicules est moins nette. La paroi ventrale du prosencéphale s'est un peu compliquée et présente, du récessus neuroporique à l'infundibulum, les parties suivantes : 1° une lame mince qui clôt en avant le cerveau antérieur, c'est la lame terminale; 2° en arrière d'elle une légère dépression, le récessus optique dans lequel viennent déboucher les pédicules des vésicules optiques, et 3° enfin, caudalement au récessus optique, on trouve un épaississement marqué, le bourrelet du chiasma optique.

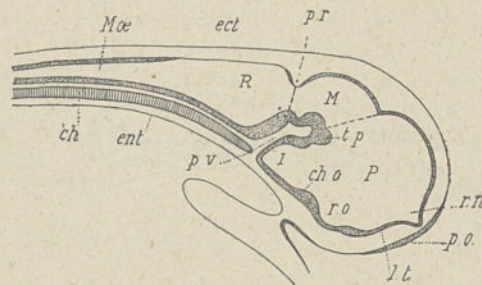


FIG. 158. — Le cerveau embryonnaire après sa division en trois vésicules (schéma d'après KUPFFER).

M, mésencéphale; — *P*, prosencéphale; — *R*, rhombencéphale; — *ch*, chorde; — *ch. o.*, chiasma optique; — *ect.*, ectoderme; — *ent*, entoderme; — *I*, infundibulum; — *l. t.*, lame terminale; — *Moe.*, moelle épinière; — *p. o.*, placode olfactive impaire; — *p. r.*, pli rhombo-mésencéphalique; — *p. v.*, pli ventral; — *r. n.*, récessus neuroporique; — *r. o.*, récessus optique; — *t. p.*, tubercule postérieur.

Au stade à trois vésicules succède un stade à cinq vésicules résultant du doublement du prosencéphale et du rhombencéphale. A la partie antérieure du prosencéphale se forme un renflement plus ou moins divisé en deux moitiés latérales et qui constitue le cerveau terminal ou télencéphale. Ce qui reste du prosencéphale après la séparation du télencéphale constitue le diencéphale ou cerveau intermédiaire. Le rhombencéphale se divise en une partie antérieure, le métencéphale, et une postérieure, le myélencéphale.

Aux cinq vésicules cérébrales ainsi formées, HIS ajoute une sixième partie constituée par une portion du névraxe restée cylindrique et comprise entre le mésencéphale et le métencéphale, c'est l'isthme du rhombencéphale. Le cerveau embryonnaire est donc ainsi divisé en six anneaux nerveux inégaux placés en série les uns derrière les autres.

L'axe du cerveau est représenté par une ligne courbe à concavité ventrale qui passe par la partie moyenne des vésicules. Un plan frontal ou horizontal mené par lui divise les vésicules en deux parties, l'une dorsale et l'autre ventrale. D'une manière approximative les noyaux sensibles se trouvent dans la

portion dorsale et les noyaux moteurs dans la portion ventrale. La terminaison de l'axe cérébral en avant est placée un peu différemment pour HIS et pour KUPFFER. Pour HIS, cette extrémité aboutit dans le récessus optique, pour KUPFFER au contraire elle est placée dans le récessus neuroporique. Cette dernière opinion paraît préférable; en effet, si l'on prend l'axe cérébral choisi par HIS, on est obligé pour limiter le télencéphale de mener une perpendiculaire à l'axe dont l'extrémité tombe sur le plancher du prosencéphale en un point mal déterminé et ne répondant à aucune partie fixe de l'adulte. De là les incertitudes que l'on rencontre dans la détermination des limites du diencéphale et du télencéphale au niveau de leur plancher. Dans la description de KUPFFER au contraire la limite ventrale du télencéphale placée dans le récessus optique immédiatement en avant du chiasma constitue un point de repère précis. De

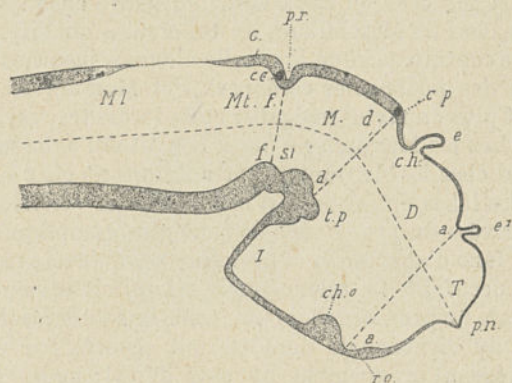


FIG. 159. — Le cerveau embryonnaire après sa division en cinq vésicules (schéma d'après KUPFFER).

D, diencéphale; — M, mésencéphale; — Ml., myélencéphale; — Mt., métencéphale
— T., télencéphale.

a, a, limite entre le télencéphale et le diencéphale; — d, d, limite entre le diencéphale et le mésencéphale; — f, f, limite entre le mésencéphale et le rhombencéphale; — c., cervelet; — c. e., commissure cérébelleuse; — c. h., commissure habénulaire; — c. p., commissure postérieure; — c. épiphyse; — c.⁴, paraphyse. — Autres lettres comme la figure précédente.

plus dans cette hypothèse le point d'émergence des nerfs optiques (chiasma) est rattaché au diencéphale et les rapports étroits que les nerfs présentent avec le cerveau intermédiaire sont ainsi pleinement consacrés.

Le canal central du névraxe se continue dans les vésicules cérébrales, où il présente autant de renflements qu'il y a de vésicules, séparés par des étranglements plus ou moins marqués. Ces renflements donneront les différents ventricules cérébraux.

Chacune des vésicules cérébrales engendre diverses parties de l'encéphale. Le myélencéphale donne la moelle allongée qui continue la moelle en s'élargissant peu à peu cranialement. Au niveau de la moelle allongée le canal central se rapproche de sa surface dorsale et s'élargit fortement en un ventricule aplati, le 4^e ventricule. Ce dernier qui s'étend aussi sur le métencéphale a chez les Amniotes une forme losangique à grand axe sagittal, d'où le nom de rhombencéphale donné à la vésicule cérébrale qui le renferme; chez les Anam-

niotes il est triangulaire, sa base étant tournée en avant. Du côté dorsal, le 4^e ventricule est limité simplement par l'épithélium épendymaire (membrana tectoria) revêtu d'une mince lame conjonctive de la pie-mère. Le métencéphale fournit par sa voûte le cervelet, par son plancher il constitue une partie de la moelle allongée qui, chez les Vertébrés inférieurs, se continue régulièrement avec celle dérivée du myélencéphale et ne peut en être distinguée, mais qui chez les Mammifères se reconnaît à la présence d'un épaississement transversal, le pont de Varole ou protubérance annulaire. L'isthme du rhombencéphale produit par sa partie dorsale la valvule du cervelet, le chiasma des nerfs trochléaires et les pédoncules cérébelleux supérieurs; par sa partie ventrale, il fournit la continuation de la moelle allongée vers le mésencéphale, c'est-à-dire une partie des pédoncules cérébraux.

Le mésencéphale comprend dorsalement une lame de substance grise, le *toit optique*, qui est disposée en deux vésicules paires chez les Vertébrés inférieurs et qui forme chez les Mammifères les tubercules quadrijumeaux. Ventralement il fournit la continuation de la moelle allongée jusqu'au diencéphale ou la majeure partie des pédoncules cérébraux des Mammifères. A son niveau le canal central est plus ou moins irrégulier et de forme très variable suivant les animaux. Étroit chez les Mammifères où il constitue l'aqueduc de Sylvius, il devient plus grand chez les Anamniotes et notamment chez les Poissons où il se prolonge dans les lobes optiques sous la forme d'un véritable ventricule.

Les parties dérivées du prosencéphale sont plus compliquées, et pour bien les comprendre il faut d'abord connaître le mode de développement des deux vésicules qui lui succèdent. Le télencéphale est primitivement un renflement de la portion craniale du prosencéphale qui forme une vésicule impaire médiane, placée au-devant du diencéphale dont elle est séparée par un étranglement à peine marqué siégeant uniquement du côté dorsal; mais bientôt l'accroissement du télencéphale s'effectue principalement sur les côtés, de sorte qu'il se forme deux vésicules greffées latéralement sur une vésicule moyenne très petite qui se confond à peu près avec le diencéphale. La limite dorsale des deux vésicules dérivées du prosencéphale est indiquée dans nombre de Vertébrés par un repli de leur voûte épithéliale saillant dans la cavité ventriculaire, le voile transverse. Leur limite ventrale est placée dans le récessus optique.

Le diencéphale ainsi limité est divisé par un plan frontal en deux moitiés : l'une dorsale ou thalamus, l'autre ventrale ou hypothalamus. Le thalamus comprend : 1^o le thalamus proprement dit (couches optiques); 2^o le métathalamus ou corps genouillés, et 3^o l'épithalamus qui présente sur les côtés le ganglion de l'habénula et dorsalement la voûte épithéliale du diencéphale avec l'épiphyse et l'organe pariétal formant ce que l'on appelle l'appareil pinéal. L'hypothalamus comprend chez l'Homme d'arrière en avant : les corps mammillaires, l'éminence sacculaire de Retzius, le tubercule cendré avec l'infundibulum, la tige pituitaire de l'hypophyse, le chiasma optique, et se termine en avant dans le récessus optique. Chez les Anamniotes il présente deux lobes saillants, les *lobes inférieurs* et entre eux un sac à paroi riche en vaisseaux, le *sac vasculaire*.

Dans le diencéphale, le canal central s'étend sur toute la hauteur de cette vésicule et forme un ventricule aplati latéralement, le 3^e ventricule qui se continue en avant avec le ventricule du télencéphale.

Le télencéphale dans son état le plus simple, lorsqu'il constitue une vésicule impaire, comprend une voûte, une paroi craniale et un plancher. La voûte

mince forme le pallium ou manteau, à la partie postérieure duquel se trouve, au-devant du voile transverse, une évagination épithéliale saillante, la parapyse. La paroi craniale est représentée par la lame terminale; le plancher, épais, porte de chaque côté un renflement ganglionnaire saillant dans la cavité du télencéphale, le ganglion basal; il offre, en outre, deux prolongements antérieurs creux, les lobes olfactifs. La cavité qu'il renferme se continue largement avec celle du diencéphale. Lorsqu'il se développe le télencéphale devient bilatéral par l'apparition d'une scissure sagittale profonde qui se forme sur sa voûte (scissure interhémisphérique) et la divise en deux hémisphères. La scissure interhémisphérique s'avance jusqu'au voisinage de la lame terminale, et comme celle-ci ne s'est pas beaucoup éloignée du diencéphale, l'accroissement latéral des hémisphères se substituant à l'accroissement cranial du télencéphale, il en résulte que le ventricule de ce dernier est divisé en deux ventricules latéraux ou ventricules des hémisphères qui communiquent avec celui du

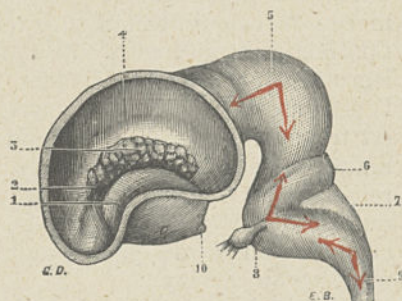


FIG. 160. — Cerveau d'un embryon de Veau de 5 centimètres de longueur, vue latérale (MIHALKOVICS).

- 1, corps strié; — 2, trou de Monro; — 3, plexus choroïde des ventricules latéraux; — 4, pli d'Ammon; — 5, cerveau moyen; — 6, cervelet; — 7, toit du quatrième ventricule; — 8, pont de Varole; — 9, bulbe rachidien; — 10, infundibulum.

La flèche supérieure indique la courbure apicale; la moyenne, la courbure pontique; l'inférieure, la courbure nuchale.

diencéphale par deux orifices placés à droite et à gauche de la ligne médiane, les trous de Monro.

La partie du ventricule appartenant à la portion médiane impaire du télencéphale est si réduite et se continue si exactement avec le ventricule du diencéphale (3^e ventricule) qu'on ne l'en sépare pas dans les descriptions et que l'on donne comme limite antérieure du 3^e ventricule la lame terminale qui appartient cependant au télencéphale.

Sur le toit du prosencéphale se développent des évaginations médianes impaires qui se divisent en deux groupes suivant qu'elles appartiennent au diencéphale ou au télencéphale. Le premier groupe comprend une ou deux vésicules pédonculées qui forment l'appareil pinéal, dont le développement sera indiqué avec cet appareil (voy. diencéphale), le second renferme une seule formation, la parapyse.

Parapyse. — La parapyse se trouve chez tous les Vertébrés sauf l'Amphioxus et peut-être aussi les Téléostéens. Elle naît comme une évagination du cerveau antérieur, devant le velum transversum, plus tard que la glande

pinéale. Elle présente des bourgeons qui peuvent se développer en tubes contournés et lui donner une structure glandulaire.

Ce n'est point une formation nerveuse, mais plutôt un plexus choroïde extra-ventriculaire, à cellules sécrétantes comme celles des plexus. SELENKA qui l'a le premier distinguée croyait qu'elle était primitivement sensorielle et la comparait à l'organe auditif impair des Ascidies.

Courbures cérébrales. — Le pli encéphalique ventral qui sépare les deux vésicules primitives résulte d'une forte courbure de l'axe du cerveau dirigée ventralement. Cette courbure qui existe chez tous les animaux à un degré plus ou moins marqué, s'appelle la courbure faciale ou courbure céphalique. L'encéphale présente encore deux autres courbures moins importantes : la courbure nuchale et la courbure pontique. La courbure nuchale est placée au point où la moelle allongée passe dans la moelle épinière; elle est aussi ouverte ventralement. La courbure pontique (KÖLLIKER) est située dans le plancher du métencéphale au niveau de ce qui donnera plus tard le pont de Varole. Contrairement aux deux autres, elle est ouverte dorsalement et compense ainsi dans une certaine mesure l'effet produit par elles. L'importance de ces courbures est très variable chez les différents groupes et dans les limites mêmes de chaque groupe. D'une manière générale elles sont beaucoup plus marquées chez les Amniotes que chez les Vertébrés inférieurs. Elles s'effacent plus ou moins ou se masquent pendant le développement ultérieur du cerveau.

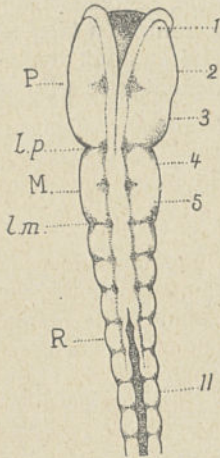


FIG. 161. — Les neuromères chez un embryon de Poulet de 25 heures et demie, d'après CH. HILL.

1, 2 à 11, les onze premiers neuromères; — l. p., limite postérieure du prosencéphale; — l. m., limite postérieure du mésencéphale; — M., mésencéphale; — P., prosencéphale; — R., rhombencéphale.

Neuromérie. — On a observé depuis longtemps sur le cerveau postérieur des embryons des étranglements régulièrement espacés le divisant en segments consécutifs. Ces segments ont reçu le nom de neuromères.

Certains auteurs (LOCY, HILL) ont constaté dans la plaque neurale encore ouverte (voy. fig. 18) une segmentation analogue s'étendant jusqu'à son extrémité craniale, et ont admis l'existence dans l'encéphale embryonnaire de onze neuromères dont les cinq premiers appartiennent au cerveau antérieur et au cerveau moyen, les six derniers au rhombencéphale. Les différents neuromères engendrent des parties distinctes. Le premier, s'accroissant principalement par son côté dorsal, donne le télencéphale; le deuxième fournit par sa portion

dorsale les vésicules optiques, tandis que sa base énormément accrue et dépassant le troisième en arrière donne les lobes inférieurs et le sac vasculaires. Le troisième neuromère peu développé ventralement, mais large du côté dorsal, forme le toit du diencéphale. Les quatrième et cinquième fournissent le cerveau moyen, le sixième le cervelet, le septième le ganglion maxillo-mandibulaire de la 5^e paire, le huitième rien, le neuvième les racines de l'acoustico-facial, le dixième le glosso-pharyngien, le onzième la racine la plus antérieure du vague; quant aux suivants on ne peut déterminer s'ils appartiennent au bulbe ou à la moelle, car il est impossible de fixer la limite de ces deux parties chez les embryons très jeunes.

La valeur et la signification de ces neuromères sont encore mal déterminées, FRORIEP pense qu'ils sont produits par l'empreinte des myotomes sur le névraxe, ce qui ne peut être vrai que pour les derniers. Pour KUPFFER, il n'est pas certain que les neuromères observés après la séparation de la plaque neurale d'avec l'ectoderme et la fermeture du névraxe coïncident absolument avec ceux de la plaque neurale étalée. Aussi propose-t-il de distinguer une neuromérie primaire observable avant la fermeture du névraxe, et une neuromérie secondaire visible après. Par neuromérie primaire, il faut entendre simplement qu'elle est observée la première dans l'ontogénie, sans vouloir rien préjuger de sa signification phylogénique, car il est bien certain que la métamérie nerveuse n'a pas précédé la métamérie mésodermique. Il y a donc des doutes sur l'individualité des neuromères. Comme d'autre part, les rapports des VI^e et X^e paires avec les neuromères du rhombencéphale sont incertains et que la VI^e paire notamment s'étend sur plus d'un neuromère, on est en droit de n'attacher, pour le moment tout au moins, qu'une importance limitée à la neuromérie, d'autant plus que, comme on le verra plus loin, toute la structure de l'encéphale paraît dominée par d'autres dispositions que la métamérie qui ne joue dans cette structure qu'un rôle secondaire.

Développement des ganglions et des nerfs. — Tous les ganglions nerveux dérivent d'une ébauche cellulaire appelée la crête neurale. L'apparition de celle-ci remonte à la formation de la gouttière médullaire. Au point où la plaque neurale se continue avec l'ectoderme, il existe des groupes de cellules disposés métamériquement (BEARD) et qui forment les *bandes ganglionnaires*. Lors de la fermeture du tube neural, ces bandes viennent se placer au sommet de ce dernier où elles s'intercalent à la façon d'un coin, puis les cellules de cette ébauche ganglionnaire s'étalent de chaque côté de la ligne médiane en une crête cellulaire, la *crête neurale* (BALFOUR). Cette crête s'étend sur toute la longueur de la moelle, elle est continue, mais bientôt ses parties situées entre les somites cessent de se développer, tandis que celles qui répondent au milieu des somites prolifèrent, s'accroissent et forment un ganglion épais, placé entre le myotome et le tube neural. Il se forme ainsi autant de ganglions que de somites. Ces ganglions sont, au début, réunis longitudinalement entre eux par le reste de la crête neurale qui, chez les Sélaciens, persiste pendant un certain temps sous la forme d'une commissure longitudinale, mais qui s'atrophie plus tôt chez les autres Vertébrés. Les ganglions ainsi formés constituent à la fois l'ébauche du ganglion spinal du métamère considéré, et celle des ganglions sympathiques répandus dans le territoire du même métamère. Ces derniers naissent comme des bourgeons du ganglion spinal. A un moment donné le ganglion spinal se trouve séparé de la moelle par la disparition de la partie de la crête neurale qui l'y rattachait, il rentrera plus tard de nouveau en relation avec elle, par le développement des fibres qui lui appartiennent et qui forment la racine postérieure correspondante. De même, les ganglions sympathiques sont unis par des fibres au ganglion spinal ou mieux au nerf mixte qui s'y rattache.

Les racines antérieures apparaissent de très bonne heure. Chez les embryons très jeunes de Sélaciens le tube neural est uni aux myotomes par des cordons protoplasmiques très courts disposés métamériquement. Plus tard, le myotome et le tube neural s'écartant l'un de l'autre, le cordon protoplasmique qui les unit s'allonge, et se montre pourvu de noyaux cellulaires dont la signification est encore discutée (cellules de Schwann). Pour certains (BALFOUR, VAN WIJHE,

DOHRN), ces noyaux appartiendraient à des cellules venues de la moelle et destinées à engendrer sur place des fibres nerveuses, par une différenciation analogue à celle qui, dans les myotomes, produit les fibres musculaires. Pour d'autres (HIS, KÖLLIKER), ce ne seraient que des cellules mésodermiques destinées à fournir les gaines des fibres venues elles-mêmes des cellules de la moelle. Pour HARRISON, les cellules de Schwann dérivent de la crête neurale, mais elles contribuent simplement à former les gaines des fibres, et se rapprochent, à cause de cela et de leur origine médullaire, des cellules de la névroglie.

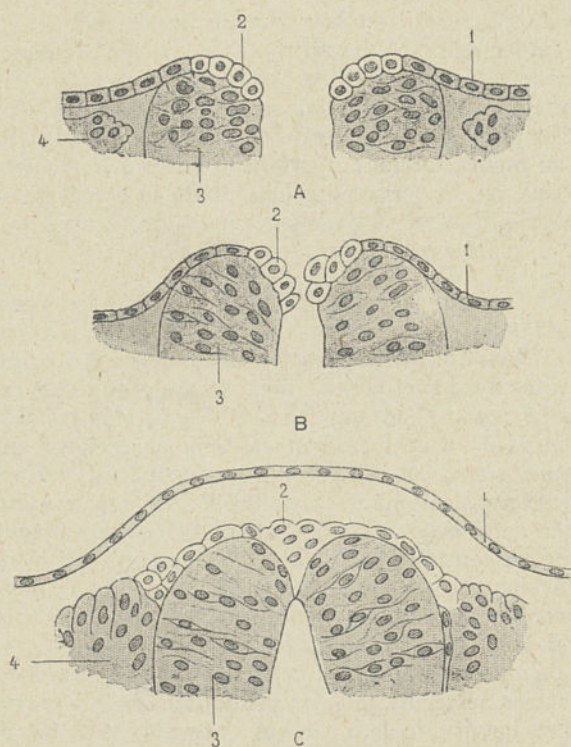


FIG. 162. — Développement des ganglions spinaux, chez un embryon humain possédant 13 protovertèbres (d'après LENHOSSEK).

A, B, C., stades successifs.

1, ectoderme; — 2, ébauche ganglionnaire; — 3, moelle; — 4, protovertèbre.

Quoi qu'il en soit, les racines ventrales et les racines dorsales sont désormais formées. Ces dernières ont une partie centrale, comprise entre le ganglion et la moelle, et une partie périphérique qui s'unit à la racine ventrale en formant avec elle un nerf mixte qui se répand dans le métamère correspondant. Les ganglions sympathiques sont rattachés au nerf mixte par un rameau appelé rameau communicant.

Dans la partie céphalique la formation du système nerveux périphérique se complique beaucoup; son développement a été suivi avec le plus de succès chez les Vertébrés inférieurs dont les embryons présentent des dispositions plus

primitives et dont le système nerveux branchial très puissant fait mieux comprendre celui des Vertébrés supérieurs plus réduit.

A la tête il existe aussi une crête neurale qui se prolonge jusque vers le cerveau moyen, mais elle entre en rapport avec des épaissements de l'ectoderme céphalique (organes sensoriels primitifs) qui contribuent à former une partie du système nerveux. Ces épaissements ectodermiques sont disposés en deux rangées latérales, l'une dorsale formée par les organes *dorso-latéraux* découverts par KUPFFER, l'autre plus ventrale constituée par les épaissements qui siègent dans la paroi dorsale des fentes branchiales, les organes *épibran-*

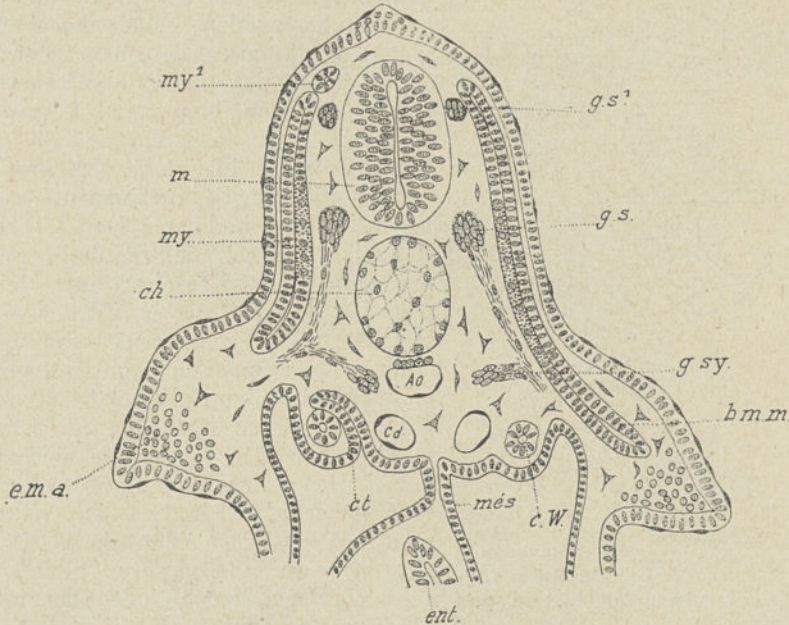


FIG. 163. — Coupe transversale d'un embryon de Torpille, montrant les rapports du système nerveux sympathique avec les nerfs spinaux.

Ao., aorte; — b. m. m., bourgeon musculaire pour le membre; — c. d., veine cardinale; — ch., chorde; — c. t., canalicule transverse du corps de Wolff; — c. W., canal de Wolff; — e. m. a., ébauche du membre antérieur; — ent., entoderme; — g. s., ganglion spinal; — g. s¹, ganglion spinal d'un autre métamère; — g. sy., ganglion sympathique; — m., moelle; — més., mésentère; — my., myotome; — my², myotome d'un autre métamère.

chiaux de FRORIEP. La rangée des ébauches dorso-latérales commence à la fossette olfactive et se continue suivant une ligne qui chez les Anamniotes se prolonge sur le tronc dans la ligne latérale; la vésicule auditive fait partie de cette rangée. La rangée épibranchiale commence au niveau de la fossette cristallinienne et s'étend sur toute la longueur de la région branchiale.

La crête neurale n'est pas continue dans toute la longueur du territoire cérébral, mais elle est divisée en trois parties consécutives répondant aux territoires du trijumeau, du facial et du vague. Ces portions de la crête neurale n'ont pas la valeur de parties métamériques, mais celle de formations régionales. Chacune d'elles émet latéralement des prolongements qui se portent

vers l'ectoderme. Arrivé sur le bord dorsal des somites mésoblastiques, chacun de ces prolongements se divise en trois cordons cellulaires : l'un externe ou latéral, qui se continue par un renflement marqué, le ganglion médial, l'autre moyen qui s'unit à l'extrémité du somite mésoblastique, le troisième enfin ou interne qui se place entre le somite mésoblastique et la moelle. La branche moyenne disparaît de bonne heure avec le somite mésoblastique auquel elle se rattache.

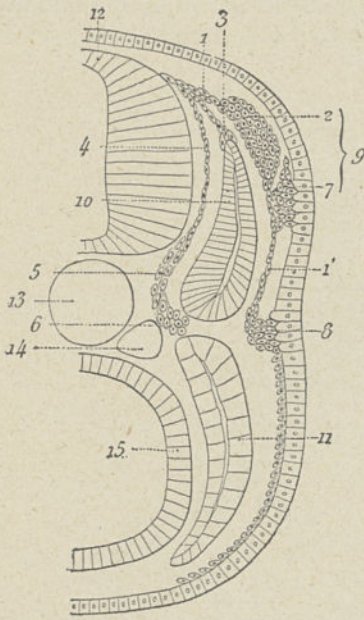


FIG. 164. — Développement des nerfs crâniens de l'Ammocète (schéma, d'après FROIER).

- 1, 1', nerf branchial; — 2, ganglion médial; — 3, nerf se rendant au somite mésoblastique; — 4, nerf spinal dorsal; — 5, ganglion spinal; — 6, ganglion sympathique; — 7, ganglion latéral; — 8, ganglion épibranchial; — 9, ganglion principal formé par la fusion de 2 et 7; — 10, somite mésoblastique; — 11, mésoblaste ventral; — 12, moelle; — 13, chorde dorsale; — 14, aorte; — 15, intestin céphalique.

La branche externe constitue le nerf branchial de KUPFFER, la branche interne le nerf spinal dorsal. Le nerf branchial se comporte d'une manière tout à fait particulière. Sa portion renflée en ganglion vient s'unir à l'épaississement ectodermique de la rangée dorso-latérale et forme avec lui un ganglion important, le ganglion principal. Puis, toujours sous la forme d'une trainée cellulaire, le nerf branchial se poursuit vers l'épaississement ectodermique épibranchial avec lequel il se fusionne. La branche interne de la crête ou nerf spinal dorsal se glisse entre le tube neural et le somite et se termine ventralement par un renflement subdivisé en deux moitiés dont l'une représente un ganglion spinal et l'autre l'ébauche d'un ganglion sympathique. Cette branche nerveuse mérite donc bien le nom de nerf spinal dorsal. Des racines spinales ventrales naissant sur le plancher du tube cérébral se montrent également dans la tête, mais elles ne s'unissent pas aux racines dorsales correspondantes et elles restent séparées par l'aorte céphalique, et elles sont en moins grand nombre que ces dernières; KUPFFER en a rencontré une seule chez l'Ammocète.

L'ébauche du système nerveux périphérique de la tête diffère donc de celle du même système dans le tronc par la présence des nerfs branchiaux. Le tronc renferme seulement des nerfs spinaux, la tête contient à la fois des nerfs spinaux et des nerfs branchiaux; mais ces derniers l'em-

portent par leur développement, car sur une longueur correspondant à cinq paires branchiales KUPFFER n'a trouvé que trois nerfs spinaux représentés seulement par leur branche dorsale, et une seule racine spinale ventrale.

La fig. 165 empruntée à KUPFFER permet de comprendre la disposition des ébauches nerveuses et leur développement ultérieur. La rangée supérieure comprend cinq ganglions qui sont en allant d'avant en arrière : les ganglions ophtalmique, maxillo-mandibulaire, facial et acoustique encore fusionnés mais qui deviendront bientôt distincts, le ganglion du glosso-pharyngien et celui du vague.

La rangée des ganglions épibranchiaux contient treize épaisissements dont les deux premiers sont reliés au ganglion ophtalmique, le quatrième au maxillo-mandibulaire, le sixième au facial, le septième au ganglion du glosso-pharyngien, le huitième à celui du vague. Les autres ganglions de cette rangée se succèdent régulièrement au-dessus des poches branchiales. Tous ces ganglions sont réunis entre eux par une crête ectodermique.

Les six ganglions dorso-latéraux se réduiront en nombre chez l'adulte et donneront en définitive le ganglion du trijumeau formé par la réunion de l'ophtalmique et du maxillo-mandibulaire et les ganglions du facial, de l'acoustique, du glosso-pharyngien et du vague.

Les ganglions épibranchiaux disparaissent en se transformant en cellules nerveuses qui s'ajoutent aux ganglions principaux et sans doute aussi en fibres

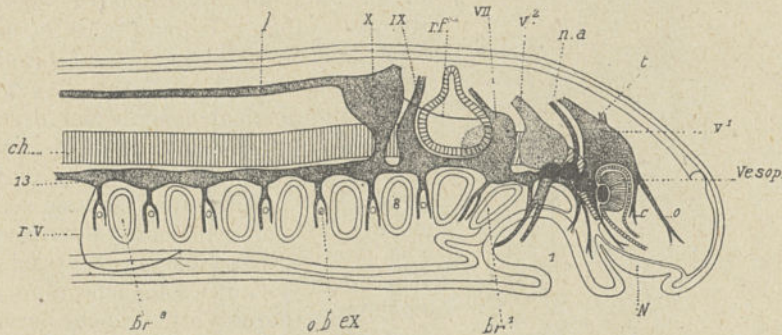


FIG. 165. — Les ébauches nerveuses (placodes) de la tête d'un embryon d'Ammocète long de 4 millimètres, d'après KUPFFER.

V^1 et V^3 , ganglions du trijumeau; — VII, ganglion du facial; — IX, ganglion du glosso-pharyngien; — X, ganglion du vague (tous ces ganglions appartiennent à la rangée dorsale des placodes); — 1, 8, 13, ganglions épibranchiaux (placodes de la rangée ventrale); — br^1 , br^2 , première, huitième poches branchiales; — c., nerf ciliaire; — ch., chorde; — l., nerf latéral; — N, organe nasal; — n. a., nerf abducens (V^6 p.); — o., nerf ophtalmique; — o. b. ex., orifice branchial externe; — r. f., rameau récurrent du facial (nerf latéral); — r. v., rameau récurrent du vague; — t., nerf trochléaire; — *ves. op.*, vésicule optique.

nerveuses qui contribuent à former les puissants nerfs de la région. La partie la plus antérieure de la chaîne épibranchiale disparaît à peu près complètement, seul un nerf reliant le glosso-pharyngien au facial et au trijumeau (nerf pétreux superficiel) en dérive. La partie postérieure forme le nerf pneumogastrique.

La présence de quatre racines dorsales pour les deux ganglions ophtalmique et maxillo-mandibulaire montre que ces ganglions sont des complexes nerveux répondant à plus d'une paire crânienne.

Histogénèse. — Il faut compléter maintenant ce qui a déjà été dit dans le cours de la description sur le développement histologique du névraxe. Ce développement a été suivi surtout dans la moelle. La moelle est formée au début par un épithélium ectodermique qui constitue à lui seul la paroi médullaire. Les cellules de cet épithélium sont cylindriques et longues dans les parois latérales, cubiques et courtes au niveau des lignes médianes dorsale et ventrale. En dehors, cet épithélium est limité par une membrane vitrée, la limitante externe.

Entre les cellules épithéliales apparaissent au voisinage du canal central des cellules rondes en voie de division caryocinétique, les cellules germinatives de His. Ces cellules se multiplient et la paroi médullaire renferme bientôt deux sortes de cellules distinctes, les spongioblastes et les neuroblastes.

Les spongioblastes ont été ainsi nommés parce qu'ils forment par leurs prolongements anastomosés un réseau spongieux dans lequel prennent place les éléments nerveux proprement dits. Ce sont des cellules de nature épithéliale avec un noyau peu volumineux, un corps muni de prolongements ramifiés nombreux qui s'enlacent et s'accolent aux prolongements similaires venus des cellules voisines. Les spongioblastes et leurs prolongements constituent la névroglie ou substance de soutien des centres nerveux. Le réseau spongieux névroglie primitif est surtout abondant sur les côtés de la moelle où il forme une

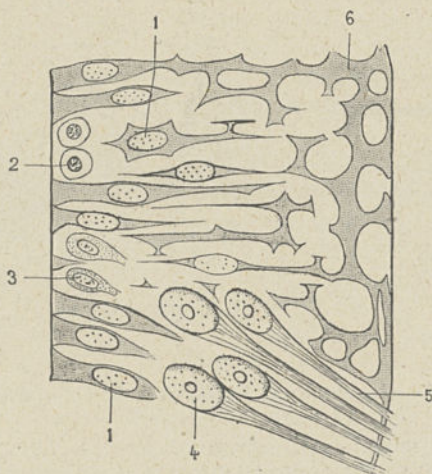


FIG. 166. — *Fragment de la paroi du tube médullaire en voie de développement* (schéma fait en combinant diverses figures de His).

1, spongioblastes; — 2, cellule germinale; — 3, neuroblaste jeune; — 4, neuroblaste;
— 5, prolongement cylindraxile d'un neuroblaste; — 6, voile marginal.

couche spéciale en dedans de la limitante externe, le voile marginal. Les spongioblastes se divisent en deux catégories: les uns situés autour du canal ventral qu'ils limitent, gardent toujours une forme épithéliale et constituent les cellules épendymaires, les autres émigrent dans l'épaisseur de la paroi médullaire et prennent des formes variées, ce sont les cellules étoilées de la névroglie ou astrocytes. Les cellules épendymaires se terminent en dedans par un plateau parfois cilié qui limite la paroi du canal central, et qui, réuni à celui des cellules voisines, forme une mince membrane, la limitante interne; elles se continuent en dehors par un sommet étiré en fibre, qui traverse la moelle comme un rayon et émet des filaments latéraux anastomosés entre eux pour former le réseau spongieux. Ce sont les seules cellules névrogliales des Vertébrés inférieurs dont la moelle ne renferme pas d'astrocytes (R. Y CAJAL).

Les neuroblastes sont des cellules d'abord rondes, puis ovales, qui émettent bientôt par une de leurs extrémités un prolongement droit (axone ou cylindraxe) qui forme l'axe d'une fibre nerveuse. Ils dérivent des cellules germinatives, mais

ils émigrent en dehors de la rangée qu'elles forment, et se placent entre les cellules épendymaires et le réseau spongieux. Les neuroblastes ne possèdent d'abord qu'un prolongement, l'axone, qui s'accroît par une sorte de végétation ou de poussée s'effectuant au niveau d'un *cône terminal* placé à son extrémité (R. Y CAJAL); plus tard d'autres prolongements apparaissent sur le corps du neuroblaste et se ramifient, formant les dendrites (voy. plus loin). Chaque neuroblaste est donc l'ébauche d'un élément nerveux complet, d'un neurone (voy. plus loin); son corps forme le corps du neurone (cellule nerveuse), ses prolongements deviennent les dendrites et l'axone (HIS, R. Y CAJAL).

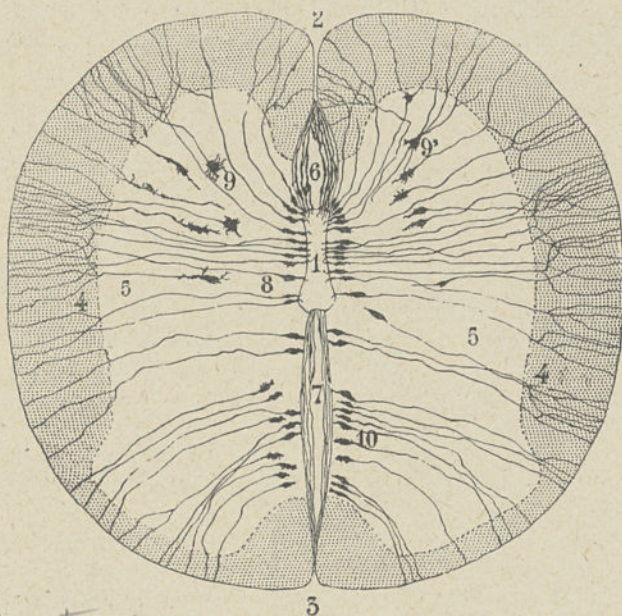


FIG. 167. — Coupe horizontale de la moelle d'un embryon humain de 3 centimètres, pour montrer les cellules épendymaires et les cellules névrogliques en voie d'évolution (emprunté à TESTUT, d'après RETZIUS).

1 canal central; — 2, sillons médians antérieur; — 3, sillons médians postérieur; — 4, substance blanche; — 5, substance grise; — 6, cône épendymaire antérieur; — 7, cône épendymaire postérieur (futur septum postérieur); — 8, cellules épendymaires; — 9, 9', cellules névrogliques à divers degrés de développement; la plupart d'entre elles ont perdure leur prolongement central et se sont plus ou moins écartées du canal épendymaire; quelques-unes, notamment celle qui est marquée 9, ont déjà un certain nombre de leurs prolongements de nouvelle formation; — 10, cellules névrogliques orientées en sens radiaire, non plus par rapport au canal central, mais par rapport au septum postérieur.

D'autres auteurs pensent que les fibres nerveuses, loin de provenir de la végétation du prolongement axial d'un neuroblaste, dériveraient de la transformation de cellules nerveuses placées en chaîne là où doivent exister plus tard les nerfs (théorie caténaire de l'origine des fibres). R. Y CAJAL soutient énergiquement son opinion et a imaginé pour la défendre d'ingénieuses méthodes de technique qui ont donné de brillants résultats, mais nous ne pouvons entrer ici dans la discussion des controverses beaucoup trop étendues soulevées par l'histogénèse du tissu nerveux et nous renvoyons aux traités d'histologie et à la bibliographie placée à la fin de l'article I^{er}.

§ 2. — Constitution fondamentale du système nerveux.

Le système nerveux ne peut être compris que si l'on joint à l'étude de sa structure quelques notions essentielles sur son fonctionnement.

Le système nerveux central est relié à toutes les parties du corps par des conducteurs à la fois afférents et efférents. Les excitations arrivées dans les centres y produisent des phénomènes de complication croissante dont le plus élevé de tous est la conscience. Elles déterminent en même temps des réactions d'un caractère généralement utilitaire, c'est-à-dire propre à conserver la vie de l'animal. Le système nerveux est donc à la fois l'organe de la sensibilité cons-

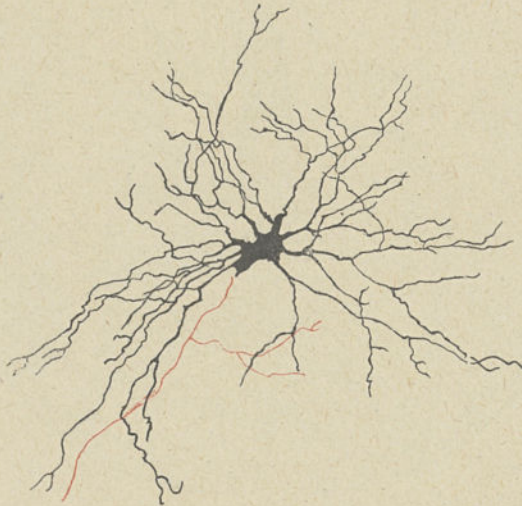


FIG. 168. — Un neurone (cellule motrice des cornes antérieures de la moelle d'un fœtus humain de 30 centimètres. L'axone est en rouge, avec une collatérale. (Emprunté à TESTUT, d'après LENHOSSÉK.)

ciente et des mouvements volontaires (vie de relation) aussi bien que des mouvements involontaires ou réflexes provoqués par une sensation qui n'arrive pas forcément jusqu'à la conscience. Parmi ces derniers, les uns se rapportent à la vie de relation (réflexes d'équilibration, etc., etc.), les autres à la vie végétative dont le système nerveux central est aussi le régulateur.

Le système nerveux est formé d'éléments histologiques particuliers, les neurones, comprenant chacun un corps cellulaire et des prolongements. Le corps (cellule nerveuse) est de forme très variée. Avec la même forme il peut offrir un volume très différent (grandes et petites cellules pyramidales), et sa taille est liée à la longueur des prolongements qui en partent, par suite à ses connexions. Les prolongements des neurones sont de deux ordres : les uns plus volumineux et plus courts, naissent sur les angles du corps cellulaire qu'ils prolongent sous la forme de rameaux, d'abord épais, bientôt ramifiés à la manière de branches d'arbres, ce sont les dendrites ; l'autre, généralement unique, est très grêle dès son origine et se poursuit parfois sur une très grande longueur en émettant

seulement quelques fibres collatérales, c'est l'axone (prolongement cylindraxile ou neurite). L'axone naît directement sur le corps cellulaire ou sur le tronc d'une dendrite. C'est lui qui forme les fibres nerveuses; pour cela, à une certaine distance de son origine, il s'entoure d'une gaine de myéline, revêtue elle-même d'une mince enveloppe anhiste, la gaine de Schwann ou névrilemme. La gaine de myéline cesse au voisinage de l'arborisation terminale de l'axone qui est toujours nue. Les fibres à myéline sont d'une blancheur éclatante, au contraire les axones venus de certaines cellules ne s'entourent point de myéline et forment des fibres pâles et grises souvent anastomosées en plexus, les fibres de Remak.

Le courant nerveux suit toujours le même sens dans les neurones, il va de l'extrémité des dendrites vers le corps cellulaire et de celui-ci à l'extrémité de l'axone, les dendrites sont donc cellulipètes, l'axone cellulifuge (*loi de polarisation dynamique des neurones*, VAN GEHUCHTEN). Comme l'axone peut naître sur le tronc d'une dendrite et que d'autre part il n'est pas certain que le courant soit toujours obligé de passer par la cellule (R. Y CAJAL), il vaut mieux formuler la loi de polarisation dynamique en disant avec CAJAL que les dendrites et le corps cellulaires possèdent une conductibilité axipète (c'est-à-dire dirigent le courant nerveux vers l'axone), tandis que l'axone a une conductibilité dendrifuge ou somatofuge (c'est-à-dire emporte ce courant loin des dendrites ou du corps cellulaire). Lorsqu'un prolongement cellulipète est situé en dehors des centres nerveux il prend la structure d'un axone, comme le montrent les fibres afférentes des ganglions spinaux.

On a contesté la loi de polarisation en faisant remarquer que la conductibilité d'un nerf se fait dans tous les sens, mais la polarisation ne peut être niée, elle résulte de la présence d'une surface sensible (peau, organe des sens), d'une surface d'émission (muscles et glandes) et de la manière dont ces surfaces sont reliées entre elles par les neurones (R. Y CAJAL); le courant nerveux est toujours obligé de suivre la marche indiquée par la disposition de ces derniers, et ne peut suivre la marche contraire, il est irréversible (MORAT).

Les neurones sont toujours arrangés de telle manière que les dendrites de l'un sont en rapport avec l'arborisation terminale de l'axone d'un autre. L'axone de son côté se termine toujours (dans les centres) sur le corps ou sur les dendrites d'une autre cellule que celle dont il provient. Le rapport s'établit simplement par contact, mais ce contact n'implique point fusion des deux neurones qui gardent chacun leur vie propre et dégénèrent indépendamment l'un de l'autre le cas échéant. Les terminaisons de l'axone s'accrochent aux dendrites ou s'appliquent sur le corps cellulaire lui-même par un petit épaississement triangulaire qui se soude à la membrane de la cellule nerveuse (R. Y CAJAL). Un neurone est le plus souvent en rapport avec les axones de plusieurs neurones occupant dans le système nerveux des situations différentes, il constitue ainsi le point nodal d'une série de courants divers (chevauchement des neurones).

La théorie du neurone a été attaquée avec beaucoup de vivacité; amendée par la connaissance du contact réel des neurones substituée à l'idée ancienne de la simple *articulation* et corroborée par l'idée que le neurone, même s'il n'était pas une cellule unique (théorie caténaire), est en tout cas une colonie hautement individualisée, ce qui revient au même au point de vue physiologique, elle a beaucoup pour elle, car elle permet seule de comprendre la marche de l'influx nerveux dans les centres et les *coupures* que l'expérimentation constate dans certains ganglions périphériques (MORAT). Aussi, actuel-

lement cette théorie est préférable à toute autre et rend les plus grands services à l'exposé systématique du système nerveux. Nous la suivrons donc, comme le font du reste les auteurs de récents traités sur l'anatomie comparée du système nerveux (JOHNSTON, 1906, EDINGER, 1908). Dans les schémas, pour plus de clarté, les neurones sont représentés non en contact, mais simplement articulés.

L'acte nerveux le plus simple que l'on connaisse exige la présence de deux neurones accouplés formant un arc réflexe. La moelle fournit des exemples très nets de ce qu'il faut entendre par là. L'axone d'une cellule sensible placée dans un ganglion spinal arrive sur la face dorsale de la moelle, s'y enfonce et se bifurque en une branche ascendante et une branche descendante qui émettent des collatérales à diverses hauteurs. L'une de ces collatérales, née au niveau de la bifurcation, traverse la substance grise et vient se mettre en rapport avec les dendrites d'un neurone placé dans une partie ventrale de celle-ci. Une excitation faible apportée par la fibre sensible suivant le chemin le plus court

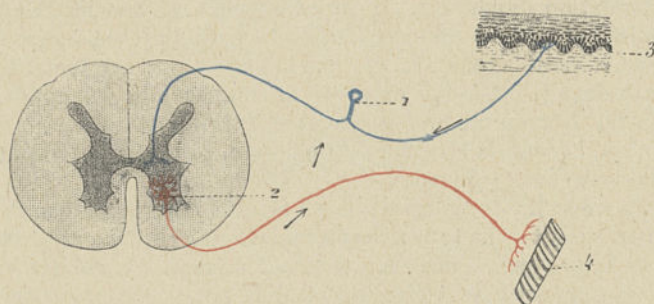


FIG. 169. — Figure schématique montrant, sur la coupe transversale de la moelle, la marche de l'influx nerveux dans l'arc réflexe simple (arc médullaire simple). Le neurone sensitif ganglionnaire est représenté en bleu, le neurone moteur médullaire en rouge (d'après TOURNEUX).

1, corps cellulaire du neurone sensitif ganglionnaire; — 2, corps cellulaire du neurone moteur médullaire; — 3, peau; — 4, muscle.

gagne par cette collatérale le neurone avec lequel elle est en rapport, et sans que le reste du système nerveux soit impressionné par elle, elle est pour ainsi dire réfléchie par le neurone ventral sur les fibres musculaires dans lesquelles il se termine et qu'elle fait se contracter.

Dans l'exemple précédent on a isolé dans le couple des deux neurones un arc réflexe idéal qui se réalise seulement dans le cas d'une excitation très faible ne pouvant se propager que par les voies les plus courtes; en réalité les choses se compliquent parce que les neurones qui forment un arc réflexe ne sont pas exclusivement dévolus à ce dernier, mais chevauchent sur les neurones appartenant à d'autres arcs semblables à lui. Ainsi les collatérales du neurone sensible rencontrent les dendrites de plusieurs neurones moteurs superposés; elles peuvent aussi exciter d'autres neurones sensibles qui iront porter l'excitation plus loin (cellules d'association). Les cellules d'association constituent une partie essentielle des centres nerveux et on les rencontre déjà dans les ganglions très simples de la chaîne ventrale des Lombrics. Chacune d'elles associant divers neurones moteurs dans une réaction plus ou moins compliquée constitue un petit centre de coordination élémentaire indispensable à l'animal pour

répondre d'une manière convenable aux excitations qu'il reçoit. Neurones sensibles, neurones moteurs et neurones d'association constituent donc les éléments essentiels de tout centre nerveux.

L'exemple choisi est emprunté au système nerveux de la vie de relation, mais les choses se passent absolument de même dans le système nerveux viscéral; seulement les neurones mis en jeu sont en grande partie situés en dehors de la moelle épinière. Il existe dans la profondeur des muqueuses des neurones sensibles dont les prolongements cellulipètes sont placés entre les cellules de l'épithélium (voy. fig. 206). Leur axone envoie des collatérales à des neurones moteurs placés également dans le derme muqueux et qui innervent les fibres

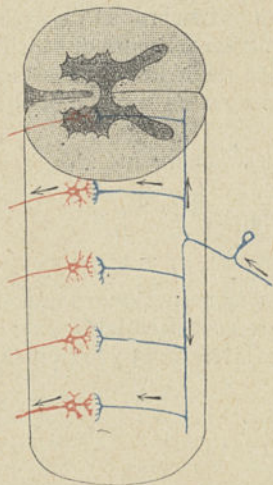


FIG. 170. — Figure schématique, montrant comment l'impression sensitive recueillie par une cellule ganglionnaire se trouve transmise aux cellules motrices de la corne antérieure par l'intermédiaire des collatérales du cylindre de la cellule ganglionnaire. Le neurone sensitif est figuré en bleu, le neurone moteur en rouge (d'après TOURNEUX).

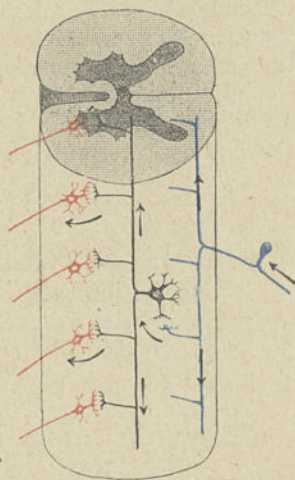


FIG. 171. — Figure schématique, montrant la marche de l'influx nerveux dans l'arc réflexe médullaire complexe, par suite de l'interposition d'un neurone d'association entre le neurone sensitif et le neurone moteur. Le neurone sensitif est figuré en bleu, le neurone moteur en rouge, et le neurone d'association en noir (d'après TOURNEUX).

musculaires lisses ou les glandes du voisinage. Un arc réflexe très court est ainsi constitué au sein de la muqueuse, il forme le système nerveux propre du fragment de muqueuse ou d'organe auquel il est départi, c'est un petit centre autonome qui, accompagné de cellules d'association, suffirait à assurer le fonctionnement de l'organe, si ce dernier pouvait ne pas être solidaire de l'ensemble, mais cette solidarité est indispensable et elle est assurée par des neurones qui relient le centre périphérique sus-indiqué au système nerveux central (voy. Système sympathique, p. 367).

Dans le fonctionnement du système nerveux on peut distinguer deux sortes principales d'actions : celles qui se rapportent aux relations de l'individu avec le monde extérieur, et celles qui ont trait à la nutrition de l'individu et à la conservation de l'espèce. Les premières ont pour substratum le soma, c'est-à-dire la peau avec la plupart des organes des sens, les muscles et le squelette. Les

secondes sont rattachées aux viscères, *y compris certains organes sensoriels qui sont en rapport avec l'activité de ces derniers* (bourgeons du goût, épithélium olfactif).

Conformément à cette division, GASKELL a distingué, il y a déjà longtemps, dans le système nerveux des parties somatiques et des parties splanchniques ou viscérales, et cette nomenclature est adoptée dans divers traités récents. Nous donnerons dès maintenant, dans un tableau imité de JOHNSTON, l'application de cette nomenclature à la partie périphérique du système nerveux, ce qui suffit pour la faire comprendre et retenir. La distribution des parties somatique et splanchnique dans les divers centres sera donnée avec ces derniers.

Chacune des grandes divisions somatique et splanchnique du système nerveux comprend deux parties essentielles : une partie afférente ou sensible et une portion efférente ou motrice. De plus il existe dans les centres des cellules d'association ou des centres plus complexes, *centres de corrélation*, qui relient entre elles ces différentes parties.

Pour les nerfs périphériques la distribution est la suivante :

1^o Division somatique.

A. Somatique sensible ou afférente :

- 1^o Subdivision *cutanée générale* (terminaisons nerveuses dans la peau);
- 2^o Subdivision *cutanée spéciale* (organes acoustico-latéraux);
- 3^o Subdivision *sensorielle spéciale* (yeux latéraux et yeux pinéaux).

B. Somatique motrice ou efférente :

- 1^o Racines ventrales des nerfs rachidiens;
- 2^o Nerfs craniens, III, IV, VI, XII.

2^o Division splanchnique ou viscérale.

A. Splanchnique sensible ou afférente :

- 1^o Subdivision *viscérale générale* (terminaisons nerveuses dans les muqueuses);
- 2^o Subdivision *viscérale spéciale* (bourgeons du goût);
- 3^o Subdivision *sensorielle spéciale* (épithélium olfactif);
- 4^o Subdivision afférente du système sympathique.

B. Splanchnique motrice ou efférente.

- 1^o Fibres destinées aux muscles branchiaux;
- 2^o Fibres préganglionnaires du sympathique;
- 3^o Neurones moteurs du sympathique.

BIBLIOGRAPHIE

- F. BALFOUR. *A Monograph on the development of Elasmobranch fishes*. London, 1878. — W. GASKELL. *On the structure, Distribution and Function of the Nerves*, etc. Journ. of Physiol., Vol. 7, 1886. — J. BEARD. *Morphological Studies II. The Development of the peripheral nervous system of Vertebrates*. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. XXIX, 1888. — W. HIS. *Histogenese und Zusammenhang der Nervelemente*. Arch. Anat. u. Phys., Supplement, 1890. — A. DOHRN. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Nervenfasern und Ganglienzellen. Histogenetische Untersuchungen*. Mitt. z. Stat. Neapel., Bd X, 1891. — M.-v. LENHOSSEK. *Die Entwicklung der*

Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Arch. anat. Phys. Anat. Abt., 1891. — A. FRORIEP. Zur Frage der sogenannten Neuromerie. Verhandl. Anat. Ges., 1892. — W. A. LOCY. Metamerie segmentation in the medullary folds and embryonic rim. Anat. Anz., 1894. — A. PRENANT. Eléments d'embryologie. T. II, Organologie, 1896. — S. APATHY. Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mit. Zool. Stat. Neapel, Bd XII, 1897. — H. V. NEAL. The segmentation of the nervous system in *Squalus acanthias*. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. XXXI, 1898. — C. HILL. Developmental history of primary segments of the Vertebrate head. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogen., 1899. — A. WEBER. Contribution à l'étude de la métamérie du cerveau antérieur chez quelques oiseaux. Arch. d'Anatomie microscop., 1900. — A. KÖLLIKER. Gegen die Entstehung von Nervenfasern aus Zellsträngen. Anat. Anz., Bd XVII, 1900. — J.-P. MORAT. Fonctions d'innervation. T. II du Traité de Physiologie de Morat et Doyon, 1902. — H. JORIS. Nouvelles recherches sur les rapports anatomiques des neurones. Mém. cour. Acad. R. de Médecine de Belgique, 1903. — LE MÊME. A propos d'une nouvelle méthode, etc. Bulletin Acad. R. de Méd. de Belgique. T. 18, 1903. — A. BETHE. Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, 1903. — H. BRAUS. Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz., Bd XXVI, 1904. — A. FRORIEP. Diskussion zum Vortrag von O. Schultze : « Ueber die Entwicklung des peripheren Nervensystem ». Verh. Anat. Ges., 18 Vers. 1904. — O. SCHULTZE. Ueber die Entwicklung des peripheren Nervensystems. Verh. Anat. Ges. 18. Vers., 1904. — R. G. HARRISON. Neue Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung der peripheren Nerven der Wirbeltiere. Sitzungsber. Niederrhein. Ges., Bonn, 1904. — LE MÊME. Further Experiments on the Development, etc. Americ. Journ. of Anatomy. Vol. V, 1906. — LE MÊME. Experiments in transplanting Limbs and Their Bearing, etc. The Journal of Experimental Zoology, Vol. IV, 1907. — LE MÊME. Embryonic Transplantation and Development of the Nervous System. The anatomical Record, Vol. II, 1908. — K. v. KUPFFER. Die Morphogenie des Centralnervensystems. Handb. der vergleich. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere O. Hertwig's, Bd II. T. 3, 1905. — TH. ZIEHEN. Die Morphogenie des Centralnervensystems der Säugetiere. Handb. der vergleich. u. exper. Entwick. der Wirbeltiere O. Hertwig's, Bd II, T. 3, 1905. — LE MÊME. Die Histogenese von Hirn- und Rückenmark. Entwicklung der Leitungsbahnen, etc. Handb. der vergleich. u. exper. Entwick. der Wirbeltiere. O. Hertwig's, Bd II, T. 3, 1905. — L. NEUMAYER. Histo- und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der spinal Ganglien und des Nervus sympathicus. Handb. der vergleich. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere O. Hertwig's, Bd II, T. 3, 1906. — A. BANCHI. Sullo sviluppo dei nervi periferici in maniera indipendente dal sistema nervoso centrale. Anat. Anz., Bd XXVIII, 1906. — R. COLLIN. Recherches cytologiques sur le développement de la cellule nerveuse. Thèse Médecine, Nancy, 1906. — S. R. Y CAJAL. L'hypothèse de M. Apathy sur la continuité des cellules nerveuses entre elles. Anat. Anz., Bd XXXIII, 1908. — A. MECK. The Encephalomes and cranial Nerves of an Embryo of *Acanthias vulgaris*. Anat. Anz., Bd XXXIV, 1909. — J.-P. MORAT. Les racines du système nerveux, etc. Archives internat. de Physiologie, vol. VIII, 1909.

ARTICLE II. — SYSTÈME NERVEUX CENTRAL.

L'étude du système nerveux central sera faite en suivant les principales divisions qu'il montre dans l'ontogenèse; on examinera donc successivement : 1° la moelle; 2° le rhombencéphale; 3° le mésencéphale; 4° le diencéphale; 5° le télencéphale.

1. — Moelle.

La moelle a la forme d'un cylindre plus ou moins aplati dorso-ventralement. Chez les Cyclostomes cet aplatissement va jusqu'à la réduire à une sorte de ruban. Chez les autres Vertébrés il est beaucoup moins marqué. Chez les Tétrapodes la moelle présente au niveau de l'origine des nerfs des membres deux renflements, l'un antérieur ou cervical, l'autre postérieur ou lombaire. Chez ces animaux elle porte sur la ligne médiane ventrale un sillon profond qui atteint jusqu'àuprès de son centre, le sillon médian antérieur, qui manque chez les Poissons. Du côté dorsal il existe aussi un sillon médian postérieur, mais très super-

ficiel et qui est remplacé dans l'épaisseur de la moelle par une cloison névroglique, le septum médian. Les racines dorsales pénètrent dans la moelle le long d'une ligne parallèle au sillon médian postérieur et laissent après leur arrachement un léger sillon, le sillon collatéral postérieur. De même, l'arrachement des racines antérieures produit un sillon collatéral antérieur.

La longueur de la moelle n'est aucunement en rapport avec celle du canal rachidien. Chez l'embryon le névraxe s'étend bien sur toute la longueur de ce dernier, mais sa partie postérieure ne se développe pas et reste à l'état d'un tube mince, simplement épithélial ou renfermant très peu de substance nerveuse, et qui constitue, avec son enveloppe fibreuse, un filament axial le *fil terminal*. D'autre part, lorsque l'embryon et surtout le jeune grandissent, l'accroissement en longueur de la moelle est bien loin d'égaliser celui de la colonne vertébrale; aussi chez un grand nombre d'animaux appartenant aux différentes classes des Vertébrés, la moelle est souvent beaucoup plus courte que le canal rachidien dont elle n'occupe que la partie antérieure sur une étendue variable suivant les espèces, et elle est continuée vers l'extrémité caudale par le fil terminal qui s'est beaucoup allongé.

Pour exprimer ces changements on dit que la moelle a effectué une ascension dans le canal rachidien (Homme), ou mieux une migration dans le sens cranial (animaux). A la suite de cette migration, l'insertion sur la moelle des paires rachidiennes postérieures est portée bien en avant de leur point d'émergence, placé entre les vertèbres du métamère auquel elles se distribuent, de sorte qu'elles parcourent un trajet intra-rachidien plus ou moins long suivant la hauteur où elles naissent et forment en arrière de la moelle, dans le canal rachidien, un faisceau qui a reçu le nom de queue de cheval.

Ce raccourcissement de la moelle est porté à son maximum chez certains Téléostéens : Ussow a observé chez un *Orthogoriscus mola*, long d'un mètre, une moelle épinière longue seulement de douze millimètres et donnant naissance dans ce court trajet à dix-huit paires nerveuses, disposées en queue de cheval.

On a souvent décrit chez la Grenouille une queue de cheval (voy. fig. 205), mais elle est extra-rachidienne. Elle n'est donc pas exactement comparable aux autres et sa formation est due non pas à une migration de la moelle qui n'existe pas chez cet animal, mais à l'allongement interstitiel des os du bassin, qui a lieu pendant la métamorphose, et à la suite duquel les membres postérieurs sont entraînés assez loin en arrière de la place qu'ils occupaient tout d'abord (voyez p. 229).

Sur une coupe transversale la moelle est formée de substance grise et de substance blanche. La substance grise a la forme d'un H dont la barre transversale forme la substance grise centrale qui réunit les cornes. La corne ventrale ou antérieure (Homme) est large et n'atteint pas le sillon collatéral antérieur, la corne dorsale ou postérieure (Homme), plus mince, présente un col rétréci et un renflement qui atteint le sillon collatéral postérieur. La substance grise est formée par des cellules nerveuses et par une quantité de substance moléculaire ou neurophile plus ou moins abondante suivant les animaux, très développée chez les Mammifères. Les cellules nerveuses peuvent se distinguer en deux catégories principales : les *cellules radiculaires* qui envoient leurs axones dans les racines et les cellules propres de la moelle ou *cellules cordonales* dont les axones contribuent à former les cordons de la moelle. Les cellules radiculaires occupent de préférence la corne antérieure, elles peuvent être divisées en deux catégories ayant chacune un rôle distinct dans l'innervation. Les

unes, plus nombreuses, occupent l'extrémité ventrale de la corne, elles envoient leurs axones dans la racine antérieure par laquelle ils sont conduits jusque dans les muscles dérivés des myotomes qu'ils innervent seuls. Aussi peut-on appeler avec GASKELL et JOHNSTON la partie de la moelle où elles se trouvent le *noyau somatique moteur* ou la *colonne somatique motrice*. Les autres moins nombreuses sont placées vers le col de la corne antérieure et sur son bord latéral où elles forment dans la moelle cervicale un petit prolongement, la corne latérale. Ces cellules dirigent leurs axones dans la racine antérieure ou dans la racine postérieure pour les conduire jusque sur les muscles dérivés de la plaque latérale (muscles lisses des viscères) et sur les muscles branchiaux. La colonne qu'elles forment est la *colonne splanchnique motrice*.

Les cellules cordonales sont réparties dans toute la substance grise, mais de préférence dans les cornes postérieures qu'elles constituent exclusivement. Ces cellules émettent leur cylindraxe transversalement et celui-ci, dès qu'il est arrivé en dehors de la substance grise, se bifurque en une branche craniale ou ascendante et une branche caudale ou descendante, pourvu toutes deux de collatérales et qui relient deux étages plus ou moins éloignés de la moelle à la cellule dont il provient. Quelques cellules cordonales ont leur axone placé dans la même moitié de la moelle qu'elles-mêmes (cellules homomères), d'autres l'envoient dans la moitié opposée (cellules hétéromères ou commissurales), d'autres enfin ont un axone bifurqué en deux moitiés dont l'une reste dans le côté correspondant de la moelle, tandis que l'autre passe dans le côté opposé (cellules hécatéromères). Les axones de ces cellules se mettent en rapport soit avec d'autres cellules cordonales, soit avec des cellules motrices des cornes antérieures.

Un certain nombre de cellules cordonales ne relient pas entre eux les différents étages de la moelle, mais envoient leur axone directement jusque dans le cervelet. Ces cellules sont placées vers la racine de la corne postérieure et dans la substance grise centrale; les premières forment sur le côté interne de la base de la corne dorsale un petit amas, très net chez les Mammifères, où il a reçu le nom de colonne de Clarke. Les cellules de la colonne de Clarke envoient leur axone transversalement du même côté, puis ce dernier arrivé vers la périphérie de la moelle se recourbe cranialement pour se diriger vers le cervelet, formant le *faisceau cérébelleux direct*, qu'il vaut mieux appeler, à cause de ses connexions et de sa position dans la moelle, *faisceau spino-cérébelleux dorsal*. Les cellules placées dans la substance grise centrale émettent un axone dirigé transversalement, qui passe du côté opposé et va contribuer à former à côté du faisceau cérébelleux direct et ventralement à lui un autre faisceau cérébelleux, le *fais-*

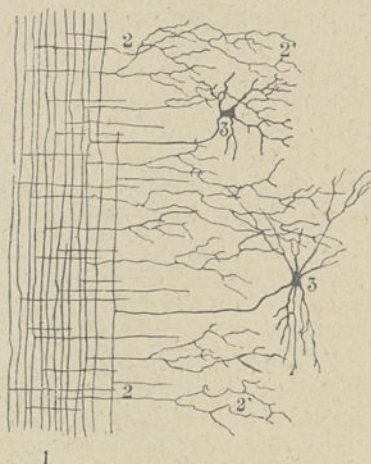


Fig. 172. — Coupe longitudinale du cordon latéral de la moelle (cellules cordonales). (Emprunté à TESTUT, d'après VAN GEHUCHTEN.)

1, fibres longitudinales du cordon latéral; — 2, 2', collatérales, avec : 2', 2', leurs arborisations terminales; — 3, 3', deux cellules cordonales dont l'axone se rend au cordon latéral.

ceau de Gowers ou mieux *faisceau spino-cérébelleux ventral*. Comme dans la corne ventrale, on distingue dans la corne dorsale une partie splanchnique sensible placée au niveau du col de la corne, près de la colonne splanchnique motrice, et une partie somatique sensible représentée par la tête de la corne. La colonne splanchnique sensible reçoit les terminaisons des axones appartenant au système viscéral. La colonne somatique sensible reçoit les fibres venues de la peau.

La substance blanche est formée par des fibres à myéline de diamètres très divers qui remplissent tout l'espace compris entre la substance grise et la périphérie de la moelle. Ces fibres sont longues ou courtes; les plus courtes sont

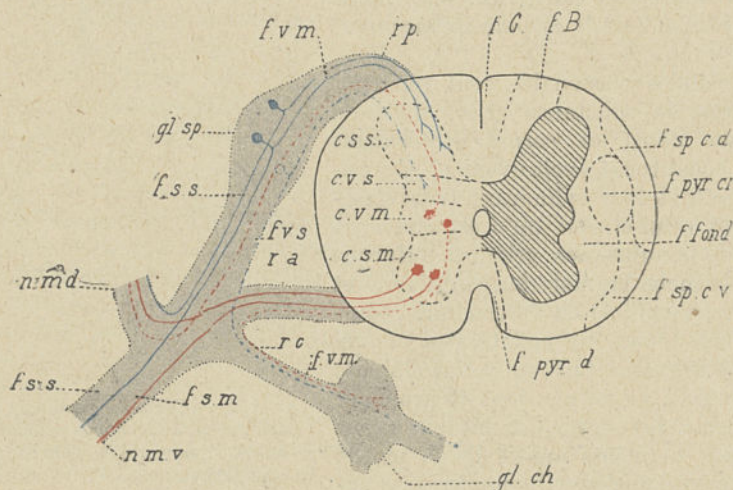


FIG. 173. — Schéma représentant la constitution de la moelle et d'un nerf rachidien.

c. s. m., colonne somatique motrice; — *c. s. s.*, colonne somatique sensible; — *c. v. m.*, colonne viscérale motrice; — *c. v. s.*, colonne viscérale sensible; — *f. B.*, faisceau de Burdach; — *f. G.*, faisceau de Goll; — *f. fond.*, faisceau fondamental du cordon antéro-latéral; — *f. pyr. cr.*, faisceau pyramidal croisé; — *f. pyr. d.*, faisceau pyramidal direct; — *f. s. m.*, fibre somatique motrice; — *f. s. s.*, fibre somatique sensible; — *f. sp. c. d.*, faisceau spino-cérébelleux dorsal; — *f. sp. c. v.*, faisceau spino-cérébelleux ventral; — *f. v. m.*, fibre viscérale motrice; — *f. v. s.*, fibre viscérale sensible; — *gl. ch.*, ganglion de la chaîne sympathique; — *gl. sp.*, ganglion spinal; — *n. m. d.*, nerf mixte, rameau dorsal; — *n. m. v.*, nerf mixte, rameau ventral; — *r. a.*, racine antérieure; — *r. c.*, rameau communicant; — *r. p.*, racine postérieure.

immédiatement appliquées contre la substance grise, les plus longues sont au contraire situées tout à fait à la périphérie de la moelle. Cette disposition s'observe dans toute la hauteur de la moelle et du bulbe, elle est commandée par une nécessité de construction. Pour relier les étages différents d'une tige par des conducteurs d'inégale longueur parallèles entre eux, il faut forcément mettre les plus courts en dedans, les plus longs en dehors. Elle est de plus conforme à la loi d'économie si strictement observée d'après R. Y CAJAL dans le système nerveux. Il serait tout à fait contraire à cette loi de faire parcourir à la portion initiale et aux extrémités des fibres courtes un trajet transversal plus ou moins long à travers la substance blanche pour que leur portion moyenne parallèle à l'axe puisse se placer plus ou moins près de la périphérie de celle-ci.

La substance blanche est divisée par les différents sillons précédemment indiqués en trois cordons : *antérieur*, compris entre le sillon ventral et le sillon collatéral antérieur; *latéral*, entre les deux sillons collatéraux du même côté, et *postérieur* entre le sillon collatéral postérieur et le sillon ou le septum dorsal. Comme la corne antérieure n'atteint pas la périphérie de la moelle, le cordon latéral se continue avec le cordon antérieur, et on les réunit d'habitude tous deux sous le nom de cordon antéro-latéral.

Les cordons postérieurs sont formés principalement de fibres sensibles provenant des racines postérieures. Les fibres de ces dernières arrivées dans la moelle se bifurquent en une branche ascendante plus longue et une branche

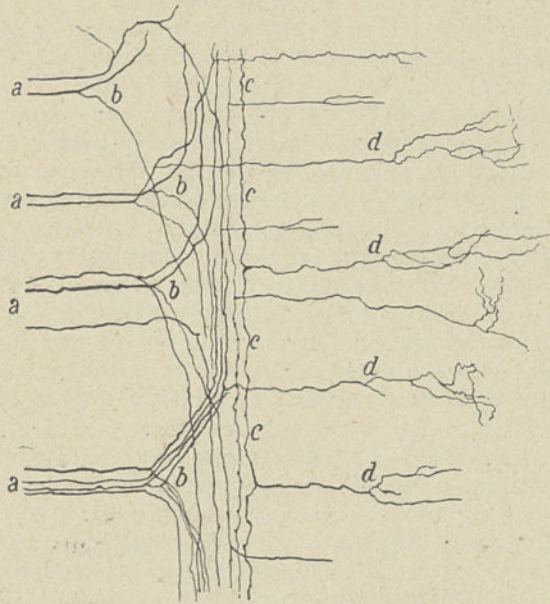


FIG. 174. — Coupe longitudinale de la moelle d'un fœtus humain de 20 centimètres pour montrer le mode de terminaison des racines postérieures. (Emprunté à TESTUT, d'après LENHOSSEK.)

a, a, racines postérieures (faisceau interne); — b, b, bifurcation des fibres; — c, fibre longitudinale du faisceau de Burdach; — d, d, d, fibres collatérales.

descendante plus courte. Les unes ne tardent pas à se jeter dans la corne postérieure ou dans la colonne de Clarke, les autres se continuent cranialement jusque dans la moelle allongée où elles se terminent autour de cellules qui forment les noyaux des cordons postérieurs ou *noyaux funiculaires* (noyaux de Goll et de Burdach de l'Homme). Ces fibres longues forment les *faisceaux de Goll et de Burdach*. Le reste des cordons postérieurs est constitué par des fibres d'association entre différents étages de la moelle. Une partie des fibres des racines dorsales, après avoir traversé la substance grise, passe du côté opposé dans la corne correspondante, et forme la commissure dorsale.

En résumé, une partie des fibres sensibles entre en rapport avec des cellules cordonales du même côté ou du côté opposé, qui transmettent leur excitation dans divers étages de la moelle; d'autres se mettent en rapport avec des cel-

lules de la colonne de Clarke ou avec les cellules qui engendrent le faisceau de Gowers, et ces deux sortes de cellules transmettent au cervelet, par les voies spino-cérébelleuses, l'excitation qu'elles ont reçue; d'autres enfin vont directement aux noyaux funiculaires. La plupart de ces fibres émettent des collatérales longues qui traversent dorso-ventralement la substance grise, formant un faisceau bien visible sur les coupes transversales de la moelle, le *faisceau sensitivo-moteur* ou *réflexe* qui vient se terminer autour des cellules motrices de la corne antérieure.

Le cordon antéro-latéral est beaucoup plus complexe, il renferme des fibres venues des centres encéphaliques ou y allant et des fibres propres appartenant aux cellules cordonales. Ces dernières forment la partie profonde du cordon, voisine de la substance grise (*faisceau fondamental*).

Les fibres qui réunissent la moelle et les centres cérébraux peuvent se diviser en deux groupes : fibres ascendantes et fibres descendantes. Les fibres ascendantes (spino-encéphaliques) vont de la moelle à l'encéphale. Elles comprennent : 1° les faisceaux spino-cérébelleux signalés plus haut; 2° un grand nombre de fibres du cordon antéro-latéral qui unissent la moelle au bulbe et au toit optique. Les fibres descendantes comprennent : 1° Des fibres non groupées en faisceaux distincts mais dispersées dans le faisceau fondamental et qui viennent de diverses sources, les unes du cervelet, les autres du toit optique et même du thalamus, d'autres enfin qui sont de simples éléments d'association entre deux étages de la moelle. 2° Un faisceau bien développé chez les Vertébrés inférieurs, moins bien marqué dans cette partie du névraxe chez les Mammifères, le *faisceau longitudinal postérieur*. Les fibres de ce dernier sont situées chez les Anamniotes dans le cordon antéro-latéral ventralement au canal épendymaire, de part et d'autre de la ligne médiane. Par suite de cette situation le nom de faisceau longitudinal postérieur ne peut être conservé et il y a tout avantage à le remplacer par celui de *faisceau somatique moteur* (JOHNSTON). 3° Chez les Poissons et les larves d'Amphibiens, on trouve devant le canal central, de chaque côté, une ou plusieurs fibres très volumineuses, les fibres de Mauthner (appelées aussi fibres de Müller) qui, nées de cellules placées dans le bulbe au voisinage des noyaux du nerf de la huitième paire, s'étendent jusque dans la moelle caudale. Enfin, 4° chez les Mammifères, il s'ajoute à ces voies de nombreuses fibres venues de l'écorce cérébrale, fibres *cortico-spinales* qui se réunissent en faisceaux placés un peu différemment dans les différents groupes. Chez la Souris et le Cobaye elles forment un faisceau situé dans le cordon postérieur, près de la commissure dorsale; chez le Chien et chez les Singes, elles sont groupées en un puissant faisceau placé dans la partie dorsale du cordon latéral (EDINGER). Chez l'Homme, ces fibres cortico-spinales se divisent en deux faisceaux qui se placent, l'un (*faisceau pyramidal croisé*) dans le cordon latéral entre les fibres cérébelleuses et le faisceau fondamental, l'autre (*faisceau pyramidal direct*) sur les bords du sillon médian antérieur. Ces fibres cortico-spinales sont d'ailleurs d'autant plus nombreuses que l'on s'adresse à un Mammifère plus élevé; elles sont à leur maximum chez l'Homme qui effectue tant de mouvements volontaires variés. LENHOSSEK a montré que l'ensemble de ces fibres occupe chez la Souris 1,14 % de la surface d'une coupe transversale de la moelle, chez le Lapin 5,3 %, chez le Chat 7,76 % et chez l'Homme 12 %.

La moelle représente à la fois une série de centres nerveux métamériques, un centre automatique et un conducteur pour les centres supérieurs auxquels elle

transmet les excitations et dont elle reçoit des conducteurs pour les réactions motrices

La structure métamérique de la moelle est le mieux conservée chez les animaux où le système musculaire garde sa constitution métamérique et où les myotomes restent individualisés pendant toute la vie (Poissons). Dans ce cas la moelle est décomposable en une série continue de segments séparés par des plans transversaux, passant entre l'origine de deux paires nerveuses consécutives. Chacun de ces segments constitue un petit centre réflexe pour le métamère correspondant et toute excitation apportée par ses racines dorsales provoque une contraction dans les muscles du même métamère innervés par ses racines ventrales. Il est probable toutefois que la présence des plexus, si peu développés qu'ils soient chez les Poissons, porte déjà une atteinte à cette métamérie médullaire, à cause des groupements particuliers de cellules qu'elle entraîne.

Mais à partir des Tétrapodes où le système musculaire subit un remaniement considérable, cette simplicité primitive fait place à une complication extrême dans laquelle la métamérie primitive disparaît presque complètement. On ne connaît pas la localisation exacte dans la moelle de chaque racine sensible, mais il est probable que le noyau de chacune d'elles s'étend sur une longueur répondant à plusieurs métamères; on peut en effet supposer que ce noyau est compris entre les deux extrémités d'une fibre sensible bifurquée en fibre ascendante et fibre descendante, comme on l'observe dans les noyaux sensibles, bien distincts, du bulbe, et on peut admettre qu'à la moelle comme dans le bulbe, les noyaux sensibles de racines consécutives peuvent chevaucher plus ou moins les uns sur les autres.

Pour les localisations motrices on sait que les noyaux moteurs correspondant à un muscle ou à un groupe de muscles ne siègent pas dans un seul métamère, mais sont distribués dans plusieurs segments médullaires. En effet, dans la plupart des cas, les fibres motrices d'un muscle lui arrivent par plusieurs (deux, trois) racines superposées, puis se trient dans les plexus et se rassemblent en un faisceau qui forme le nerf de ce muscle. L'arrangement de ces noyaux moteurs n'est pas encore connu, on peut supposer toutefois qu'ils forment des colonnes minces s'étendant sur tout le tronçon de moelle compris entre les racines susceptibles de fournir des fibres à un même nerf et, comme plusieurs nerfs distincts proviennent des mêmes racines, il y a lieu de supposer que leurs cellules radiculaires forment autant de colonnes parallèles entre elles dans les segments de moelle considérés (LANNEGRÂCE). On a observé en outre dans les renflements cervical et lombaire des groupements cellulaires volumineux qui, d'après VAN GEHUCHTEN, commandent à tous les muscles d'un segment de membre. Aux trois segments du bras et de la jambe correspondent, dans les renflements cervical et lombaire, trois colonnes cellulaires distinctes qui s'étendent chacune sur un certain nombre de segments médullaires. Ces colonnes sont superposées et chevauchent légèrement l'une sur l'autre. La plus caudale est en rapport avec le segment le plus distal du membre (main ou pied). Ces colonnes forment des noyaux qui ne répondent ni à des nerfs, ni à des muscles distincts, mais aux muscles d'un segment de membre. Ils ont reçu des neurologistes le nom de noyaux segmentaires. Il ne faut pas oublier que le mot segmentaire a ici une signification toute particulière, celle de segment de membre et exprime tout le contraire d'une disposition métamérique. Il faut donc le rejeter et se rappeler simplement que la distribution de la substance grise dans

la moelle n'a rien de métamérique et ne répond pas du tout sous ce rapport à la disposition de ses racines.

Il faut ajouter aussi qu'il existe dans la moelle d'autres centres inégalement distribués dans sa longueur et qui tiennent sous leur dépendance certains mouvements viscéraux ou vasculaires : tels sont chez les Mammifères les centres ano-spinal, vésico-spinal, génito-spinaux, renfermés dans la moelle lombaire, les centres vaso-constricteurs et vaso-dilatateurs situés dans la moelle dorsale, enfin le centre cilio-spinal situé dans la moelle cervicale.

En somme la métamérisation est une des systématisations de la moelle les moins importantes au point de vue fonctionnel. Les métamères nerveux agissent rarement à l'état isolé parce que l'effet produit par la musculature de chacun d'eux est d'une importance très restreinte. Ces métamères sont unis entre eux de manière à produire des mouvements coordonnés d'une ou même des deux paires de membres, et ces mouvements généraux peuvent être produits par la moelle seule. Ainsi un Canard décapité court et nage, un Serpent privé de sa tête s'enroule autour d'un support. La coordination des différents métamères médullaires, nécessaire pour donner lieu à ces réactions générales, est l'œuvre de certaines cellules cordinales qui se multiplient au fur et à mesure que l'on approche de l'extrémité craniale de la moelle. BIRGE a montré que chez la Grenouille, les cellules sont plus nombreuses, toutes choses égales d'ailleurs, dans la moitié craniale que dans la moitié caudale de la moelle. C'est par ces cellules que la moelle peut être considérée comme un centre autonome.

Enfin la moelle est un conducteur; elle transmet aux centres supérieurs les impressions sensibles qui peuvent devenir conscientes seulement dans ces derniers. Elle conduit dans le cervelet des excitations qui détermineront les combinaisons d'innervation destinées à maintenir l'harmonie des mouvements, et forme ainsi une des voies de la sensibilité nécessaire à l'équilibre. Elle sert de conducteur aux mouvements volontaires ou qui prennent naissance dans l'encéphale (faisceau somatique moteur, faisceaux cortico-spinaux). Elle est conductrice non seulement par ses fibres dont certaines (faisceau cérébelleux, faisceaux pyramidaux) n'ont qu'une de leurs extrémités dans la moelle ou même ne font que la traverser en prenant appui sur elle pour arriver à leur destination (fibres du cordon de Goll), mais encore par sa substance grise qui paraît indispensable à la transmission de certaines formes de la sensibilité et donne par conséquent à la moelle, prise en elle-même, un rôle propre dans la conductibilité.

L'autonomie de la moelle est d'autant plus marquée que l'on s'adresse à des espèces plus inférieures. Dans ce cas le volume de la moelle grandit par rapport à celui du cerveau et les diamètres de ces deux organes diffèrent parfois très peu. Au contraire, à mesure que le cerveau se développe la moelle diminue et il y a une sorte d'opposition entre leurs diamètres. Cette opposition est portée à son maximum chez l'Homme où le cerveau acquiert une suprématie très marquée. Ainsi la moelle du Cheval et celle du Bœuf ont un diamètre double de celle de l'Homme et leur cerveau est beaucoup plus petit que le sien (EDINGER); c'est que la moelle est surtout chez ces animaux un centre autonome beaucoup moins dépendant du cerveau que ne l'est la moelle humaine.

2. — Cerveau postérieur (Rhombencéphale).

Le cerveau postérieur comprend du côté dorsal le cervelet, du côté ventral la moelle allongée ou bulbe rachidien (subdivisée chez les Mammifères en moelle allongée et protubérance).

Moelle allongée. — La moelle allongée est un prolongement de la moelle épinière modifié par diverses causes : accroissement des noyaux des nerfs craniens, apparition de nouveaux noyaux et de voies sensorielles nouvelles (voies acoustiques), entrecroisement des voies sensitives et chez les Mammifères des voies corticales motrices.

La substance grise qui forme les noyaux des nerfs craniens subit dans le

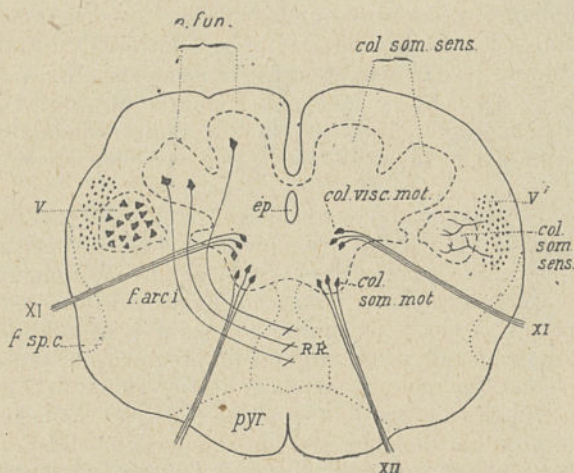


FIG. 175. — Coupe transversale de la moelle allongée de l'Homme (schématisation d'après les auteurs). — *col. som. mot.*, colonne somatique motrice; — *col. som. sens.*, colonne somatique sensible (noyaux funiculaires et noyau de V). — *col. visc. mot.*, colonne viscérale motrice; — *ép.*, canal de l'épendyme; — *f. arc. i.*, fibres arciformes internes; — *f. sp. c.*, faisceau spino-cérébelleux; — *n. fun.*, noyaux funiculaires (somatiques sensibles); — *pyr.*, pyramide; — *R. R.*, ruban de Reil; — *V.*, trijumeau (noyau); — *V'*, trijumeau (racine descendante). — *XI*, nerf spinal; — *XII*, nerf hypoglosse.

bulbe d'importantes modifications par rapport à ce qu'elle était dans la moelle. Les cornes dorsales s'inclinent latéralement sur les côtés du plancher du quatrième ventricule. Les cornes ventrales gardent dans la partie caudale de la moelle allongée leur situation primitive, le noyau de l'hypoglosse qui les représente est placé plus ventralement que le noyau splanchnique moteur (fig. 175); mais au fur et à mesure que l'on avance la corne ventrale est de plus en plus repoussée vers le plancher du ventricule par le développement de voies nerveuses qui se placent au-devant d'elle, et le noyau des fibres les plus craniales de l'hypoglosse est alors situé plus dorsalement que celui des fibres splanchniques motrices (fig. 176). A la suite de ces transformations la substance grise est répartie dans le bulbe de la manière suivante. Les cellules des

cornes ventrales (colonne somatique motrice) qui donnent naissance aux fibres des nerfs craniens moteurs somatiques (hypoglosse et nerfs moteurs des yeux), sont groupées dans des noyaux placés sous le plancher du quatrième ventricule, au voisinage de la ligne médiane et qui sont au nombre de quatre : l'un, le plus caudal, allongé en colonne, forme le noyau de l'hypoglosse; un second, arrondi, situé en avant du précédent à la partie moyenne du rhombencéphale forme le noyau du moteur oculaire externe; les deux autres placés plus loin en avant, dans l'isthme du rhombencéphale et dans le mésencéphale, constituent les noyaux du pathétique et du moteur oculaire commun.

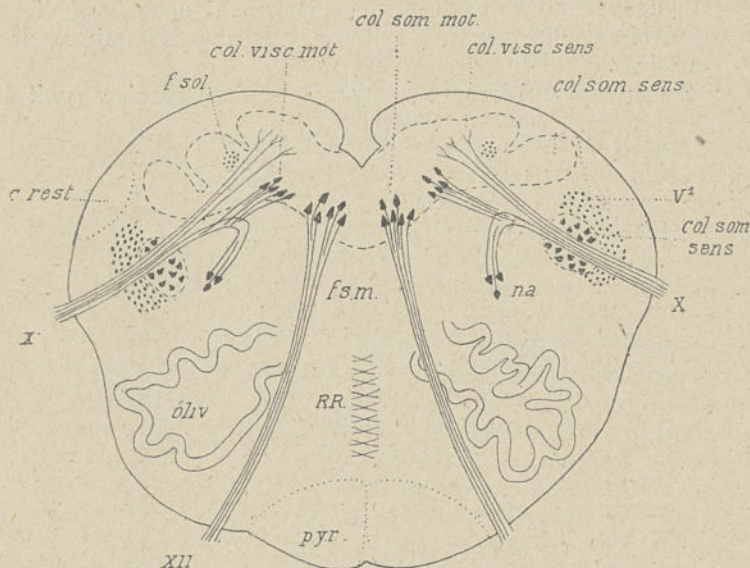


FIG. 176. — Coupe transversale de la moelle allongée de l'Homme, passant plus cranialement que la précédente (schématisée, d'après les auteurs).

col. som. mot., colonne somatique motrice; — col. som. sens., colonne somatique sensible (noyau funiculaire de Goll et noyau de V); — col. visc. mot., colonne viscérale motrice; — col. visc. sens., colonne viscérale sensible; — c. rest., corps restiforme; — f. s. m., faisceau somatique moteur; — f. sol., faisceau solitaire (racine descendante de IX, X); — n. a., noyau ambigü (viscéral moteur); — oliv., olive; — pyr., pyramide; — R. R., ruban de Reil; — V¹, racine descendante de V; — X, nerf vague; — XII, nerf hypoglosse.

Les cellules de la colonne splanchnique motrice qui donnent naissance aux fibres des nerfs crâniens mixtes (spinal, vague, glosso-pharyngien facial, trijumeau) sont en partie réunies dans une colonne qui continue la corne latérale de la moelle (noyau ambigü), en partie confondues avec celles de la colonne splanchnique sensible placée sur le plancher du quatrième ventricule. Le noyau ambigü est représenté au niveau du spinal, du vague et du glosso-pharyngien par une colonne continue qui se prolonge en arrière dans la corne latérale pour les racines médullaires du spinal. En avant, il est représenté par des noyaux distincts : celui du facial est placé un peu en dehors du noyau du moteur oculaire externe et plus profondément, plus haut encore et plus en dehors se trouvent les noyaux du trijumeau, qui se poursuivent jusque dans le mésencéphale. Les

cellules splanchniques motrices placées dans la partie profonde du noyau splanchnique sensible unissent leurs axones avec ceux venus du noyau ambigu.

La substance des cornes dorsales s'est divisée en deux groupes de noyaux : l'un répondant au col de la corne (colonne splanchnique sensible) est médial et forme une colonne grise voisine de celle de l'hypoglosse (noyaux sensibles des nerfs mixtes VII, IX, X); l'autre répondant à la tête de la corne postérieure (colonne somatique sensible) est latéral et formé d'un grand nombre de noyaux qui peuvent être groupés en trois catégories : 1° Le noyau du trijumeau, longue colonne grise qui s'étend presque du mésencéphale à la moelle, en dehors de la colonne viscérale; 2° Les noyaux de la VIII^e paire bien différents chez les Poissons et chez les Vertébrés supérieurs, à cause du développement de l'oreille interne. Chez les premiers, ils sont représentés uniquement par un noyau dit acoustique; chez les seconds, ils comprennent à la fois les noyaux vestibulaires homologues de ce dernier, les noyaux cochléaires situés plus latéralement, les noyaux trapézoïdes et l'olive supérieure qui faisant partie des voies acoustiques peuvent être rapprochés des cochléaires. 3° Le noyau ou lobe de la ligne latérale, très développé chez les Poissons.

La plupart des noyaux des nerfs craniens sont beaucoup plus volumineux chez les Poissons que chez les Mammifères à cause du développement énorme que prennent chez eux certains de ces nerfs (vague, nerf latéral). Quelques-uns de ces noyaux font saillie sur le plancher du quatrième ventricule et offrent l'aspect de véritables lobes, parfois aussi développés que certaines parties du cerveau lui-même, tels sont : 1° le lobe du vague ou lobe viscéral; 2° le lobe acoustique; 3° le lobe latéral (lobe du nerf de la ligne latérale).

Le lobe du vague est placé un peu en dehors de la ligne médiane. En dehors de lui se trouve le lobe acoustique qui reçoit les fibres du nerf de la VIII^e paire. Ce nerf est chez les Poissons uniquement vestibulaire; à partir des Amphibiens apparaît une trace de limaçon dans l'oreille interne et des fibres cochléaires s'ajoutent au nerf auditif. A mesure que ces fibres se développent il se forme pour elles des noyaux particuliers, placés latéralement, les noyaux cochléaires. Le lobe acoustique se continue cranialement dans le lobe latéral, beaucoup plus développé chez les Poissons que les deux précédents et qui fait une énorme

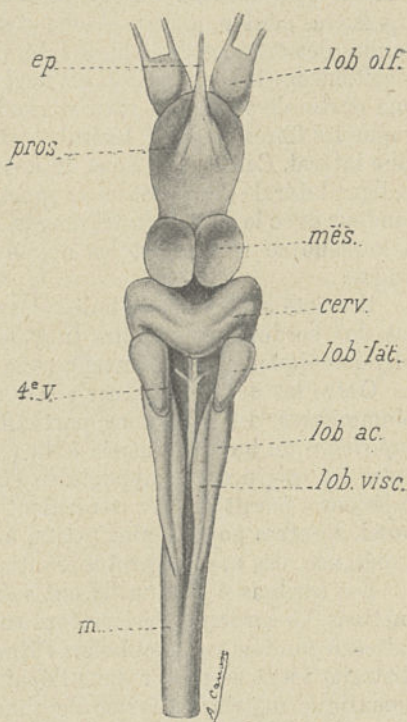


FIG. 177. — Cerveau d'Esturgeon vu par la face dorsale, grossi deux fois.

cerv., cervelet; — *ép.*, épiphysse; — *lob. ac.*, lobe acoustique; — *lob. lat.*, lobe latéral; — *lob. olf.*, lobe olfactif; — *lob. visc.*, lobe viscéral; — *més.*, mésencéphale (lobes optiques); — *m.*, moelle; — *pros.*, prosencephale.

saillie dans la cavité ventriculaire. Le lobe de la ligne latérale est placé près de l'origine du trijumeau et du facial, aussi l'a-t-on appelé parfois lobe du trijumeau ou lobe du facial, mais il est autre chose que cela. Le gros nerf qui paraît y aboutir ne répond pas uniquement, comme on le croyait d'abord, à la V^e paire et renferme des fibres de deux sortes. Les unes arrivées à son niveau se dirigent en arrière et forment un faisceau descendant, c'est la racine descendante du trijumeau qui s'accôle à une colonne cellulaire représentant le noyau de la V^e paire. Les autres pénètrent dans le lobe et s'y terminent, ce sont les fibres sensorielles venues des organes de la ligne latérale situés sur la tête. Enfin le lobe latéral reçoit encore la terminaison du nerf latéral du tronc qui emprunte au vague une partie de son trajet pour se rendre au cerveau, mais arrivées au lobe du vague les fibres du nerf latéral vont plus loin et viennent se terminer dans le lobe latéral. Celui-ci est donc un noyau sensoriel particulier, affecté au sens de la ligne latérale et qui est en rapport et plus ou moins confondu dans sa profondeur avec le noyau du trijumeau et avec la colonne splanchnique sensible à laquelle se rattachent les noyaux du facial, du glosso-pharyngien et du vague.

Il existe aussi dans le bulbe des noyaux gris particuliers placés sur le trajet des cordons postérieurs (noyaux funiculaires), mais ils appartiennent physiologiquement à la moelle avec laquelle ils ont été signalés.

Outre les noyaux des nerfs crâniens, il existe dans la moelle allongée des Mammifères des ganglions particuliers : un des plus importants est l'*olive inférieure* ou bulbaire située à la face ventrale du bulbe et qui y fait saillie entre les origines de l'hypoglosse et celles du nerf pneumogastrique. L'olive inférieure paraît exister seulement chez les Mammifères, où l'on rencontre aussi d'autres noyaux plus petits, à savoir l'olive supérieure, et, dans la protubérance, des noyaux protubérantiels petits et nombreux.

Les cordons de la moelle ont subi dans l'allongée d'importantes transformations. Le cordon antérieur tout entier chez la plupart des Vertébrés ou son faisceau fondamental seul chez l'Homme (le cordon pyramidal direct en étant distrait) vient se placer dans l'épaisseur du bulbe, ventralement à la colonne somatique motrice; il forme de chaque côté de la ligne médiane un faisceau bien distinct, le faisceau longitudinal postérieur ou somatique moteur. Ce faisceau est formé de fibres ascendantes et de fibres descendantes, analogues à celles des cellules cordonales de la moelle. Chez les Mammifères le faisceau longitudinal postérieur ne s'étend pas très loin vers la moelle, mais il est beaucoup plus développé chez les Anamniotes et se prolonge jusque vers la queue. Ce faisceau qui vient du diencéphale et du mésencéphale prend des nouvelles fibres dans son trajet à travers la moelle allongée et c'est là notamment qu'il reçoit, au voisinage du lobe acoustique, les puissantes fibres de Mauthner. Il va se terminer autour des cellules somatiques motrices d'où son nom de somatique moteur.

Le faisceau fondamental du cordon antéro-latéral prend une grande importance; par suite de la transposition de la substance grise, il s'accôle à son congénère sur la ligne médiane, et forme avec lui une masse de substance blanche, placée ventralement à la substance grise du plancher du quatrième ventricule et au faisceau longitudinal postérieur. Les fibres de cette substance forment dans la moelle allongée une série de voies d'association qui s'étendent entre les divers étages de la moelle et du bulbe et vont jusqu'au cerveau moyen et au diencéphale. Cette puissante voie d'association qui joue dans la coordination

des mouvements un rôle considérable est bien développée chez tous les Vertébrés. A ses fibres longitudinales s'ajoutent des fibres de directions variées, qui s'entrelacent avec elles et forment un réseau serré dans les mailles duquel sont de petits nids cellulaires (substance réticulée). C'est dans les nids cellulaires de la substance réticulée que se trouve chez les Mammifères le centre bulbaire des mouvements respiratoires.

Le faisceau spino-cérébelleux dorsal passe sur les côtés du bulbe et se continue avec le pédoncule postérieur du cervelet en constituant les corps restiformes; on verra plus loin ce qui regarde le faisceau spino-cérébelleux ventral.

Les cordons postérieurs manquent, ils se sont épuisés dans les cornes dorsales ou dans les noyaux funiculaires. Ces derniers émettent deux sortes de

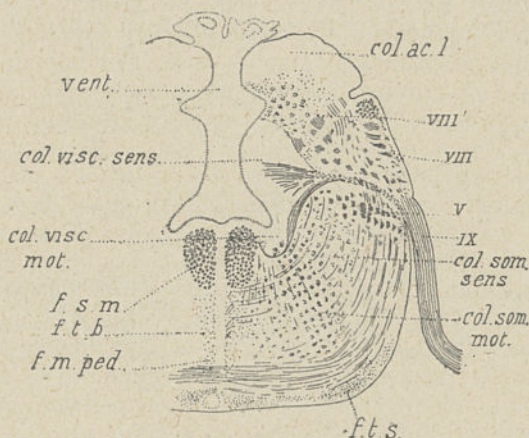


FIG. 178. — Coupe transversale de la moelle allongée de *Scyllium can.*, d'après EDINGER.

col. ac. l., colonne acoustico-latérale; — *col. som. mot.*, colonne somatique motrice; — *col. som. sens.*, colonne somatique sensible; — *col. visc. mot.*, colonne viscérale motrice; — *col. visc. sens.*, colonne viscérale sensible; — *f. m. ped.*, faisceau mamillo-pédonculaire; — *f. s. m.*, faisceau somatique moteur; — *f. t. b.*, faisceau tecto-bulbaire; — *f. t. s.*, faisceau tecto-spinal; — *vent.*, 4^e ventricule; — *V*, racine descendante du trijumeau; — *VIII*, acoustique; — *VIII'* racine descendante de l'acoustique; — *IX*, glosso-pharyngien.

fibres, les fibres arciformes internes et les fibres arciformes externes. Les fibres arciformes externes se divisent en antérieures et postérieures (voy. fig. 184) et se placent sur les parties latérales du bulbe pour aller se rendre dans le cervelet. Les fibres arciformes internes s'enfoncent dans l'épaisseur du bulbe, elles se croisent sur la ligne médiane avec celles venues des mêmes noyaux de l'autre côté (décussation des voies sensibles) et forment un puissant faisceau qui se place ventralement à la substance réticulée, le *lemnisque* ou *ruban de Reil*. Le lemnisque dirige ses fibres cranialement et constitue la voie sensible centrale. Chez les Poissons, il va se terminer à peu près en totalité dans le toit optique, d'où le nom de *faisceau bulbo-tectaire*, par lequel on le désigne d'habitude. Chez les Mammifères le lemnisque s'étend jusque vers le diencéphale et constitue le ruban de Reil médian, distinct du lemnisque latéral formé par les voies acoustiques. Dans son trajet, le ruban de Reil s'accroît de fibres arciformes internes venues des noyaux sensibles du bulbe et surtout de celui du trijumeau. Ces fibres

naissent de cellules de ces noyaux répondant aux cellules des noyaux funiculaires, mais disséminées irrégulièrement dans l'étendue du noyau. Ventralement au lemnisque on trouve chez les Poissons des faisceaux descendants, faisceaux *tecto-bulbaires*, très développés, qui forment la voie de retour des faisceaux bulbo-tectaires, et des fibres *thalamo-bulbaires* qui se dirigent comme les précédentes vers le bulbe et vers la moelle.

Chez tous les Vertébrés non Mammifères, il n'y a pas d'autres faisceaux dans la moelle allongée, mais les Mammifères possèdent des fibres cortico-spinales, venues des hémisphères, les *voies pyramidales*, qui s'étendent sur la face ventrale du bulbe. Arrivées vers l'extrémité caudale de celui-ci, les voies pyramidales droite et gauche s'entrecroisent pour la plus grande partie sur la ligne médiane (décussation des pyramides), et chacun des faisceaux croisés s'enfonce dans le cordon latéral, tandis que la portion restée en dehors de la décussation

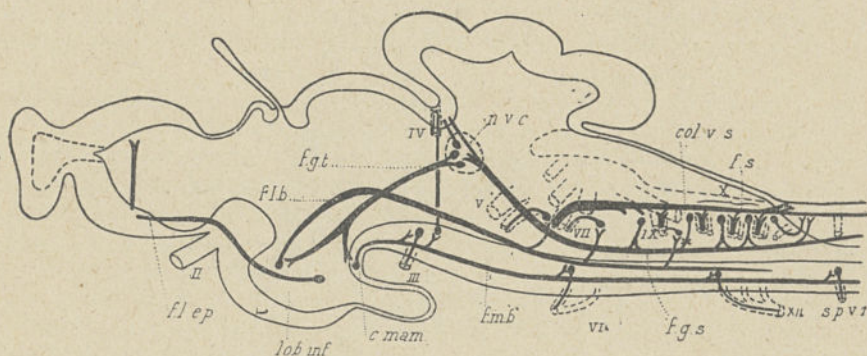


FIG. 179. — Schéma montrant les centres et les faisceaux de la sensibilité viscérale chez les Poissons, d'après JOHNSTON.

c. mam., corps mamillaire; — *col. v. s.*, colonne viscérale sensible; — *f. g. s.*, faisceau gustatif secondaire; — *f. g. t.*, faisceau gustatif de troisième ordre; — *f. l. b.*, faisceau lobo-bulbaire; — *f. l. ép.*, faisceau lobo-épistrié; — *f. m. b.*, faisceau mamillo-bulbaire; — *f. s.*, faisceau solitaire; — *lob. inf.*, lobe inférieur; — *n. v. c.*, noyau viscéral du cervelet; — *s. p. v. 1*, première paire spinale, partie ventrale; — *II à X*, les paires crâniennes correspondantes.

continue son chemin dans le cordon antérieur du même côté (Homme). La moelle allongée renferme en outre chez les Mammifères des fibres transversales qui se portent sur les côtés et vont former les pédoncules moyens du cervelet. Ces fibres nées en partie de cellules placées dans le bulbe (noyaux protubérantiels), en partie dans le cervelet se croisent avec celles du côté opposé et forment une large bande saillante à la face ventrale du bulbe, la protubérance ou pont de Varole. La protubérance est plus développée chez l'Homme que chez les autres Mammifères.

Les noyaux des nerfs crâniens sensibles donnent des fibres centrales qui forment des voies secondaires, qui sont naturellement différentes suivant la nature des nerfs qui y aboutissent. Le noyau du trijumeau donne naissance à diverses catégories de fibres. Les unes se comportent comme celles des noyaux funiculaires, c'est-à-dire passent dans la constitution du lemnisque du côté opposé en se croisant sur la ligne médiane avec leurs similaires. D'autres vont se distribuer aux noyaux moteurs des nerfs crâniens, enfin une grande partie se

dirigent dans le cervelet. Les premières fibres forment la voie sensitive centrale, les secondes — qui ne sont représentées peut-être que par des collatérales des premières — forment la voie réflexe, les dernières répondent aux voies cérébelleuses de la moelle.

La colonne splanchnique sensible qui forme les noyaux de VII, IX et X se comporte chez les Mammifères comme le noyau du trijumeau et donne des voies sensitives centrales au ruban de Reil, des voies réflexes pour les noyaux du bulbe et une voie cérébelleuse, moins bien connue toutefois que celle du trijumeau. Mais chez les Poissons ces noyaux sont en rapport avec des fibres venues des bourgeons du goût très répandus chez ces animaux, et donnent naissance à une voie gustative particulière. Cette voie est formée par des axones venus de cellules placées dans les noyaux du vague, du glosso-pharyngien et du facial. La plupart de ces axones se dirigent cranialement, formant la voie gustative secondaire, pour venir se terminer dans un petit noyau placé entre le mésencéphale et le cervelet. Ce noyau donne quelques fibres au cervelet et au toit optique et engendre la voie gustative de troisième ordre, qui se termine dans les lobes inférieurs du diencéphale. Quelques-uns des axones de la voie gustative secondaire, au lieu de se diriger cranialement, marchent en sens inverse et viennent se terminer dans les noyaux funiculaires, établissant ainsi un lien entre la voie gustative et la voie tactile.

Les noyaux sensitifs rattachés à la VIII^e paire sont bien différents chez les Poissons et chez les autres Vertébrés. Chez les Vertébrés supérieurs il y a des noyaux cochléaires et des noyaux vestibulaires qui forment des voies centrales secondaires bien différentes les unes des autres. Chez les Poissons il y a seulement des noyaux vestibulaires. Le gros noyau formé par le lobe latéral se comporte comme un noyau vestibulaire et fournit des fibres aux mêmes voies.

Les fibres du nerf vestibulaire se distribuent en majeure partie dans la masse grise du ganglion vestibulaire, divisée chez les Mammifères en plusieurs noyaux distincts, et pour une faible part s'accolent à un noyau allongé en colonne le long duquel elles forment la racine descendante de l'acoustique analogue à celle des autres nerfs sensibles. Des noyaux vestibulaires partent des fibres de plusieurs ordres : 1^o des fibres destinées au cervelet et qui forment un puissant faisceau vestibulo-cérébelleux ; 2^o des fibres qui se dirigent vers la ligne médiane, la traversent en s'entrecroisant avec leurs similaires de l'autre côté et forment dans la substance réticulée du côté opposé des fibres ascendantes qui se terminent dans les foyers moteurs des yeux et descendantes qui vont aux noyaux moteurs de la tête et du tronc (voie vestibulaire croisée) ; 3^o des fibres venues des cellules qui accompagnent la racine descendante du nerf vestibulaire et forment la voie vestibulaire directe. Les voies vestibulaires forment des voies réflexes importantes nécessaires à l'équilibration. Le nerf vestibulaire n'a pas d'autres voies que les cérébelleuses et les bulbaires sus-indiquées, il n'a pas de rapports avec les centres supérieurs, ce qui s'accorde avec le caractère indéterminé des impressions vestibulaires (JOHNSTON). Chez les Poissons les cellules du lobe latéral se comportent comme celles de noyaux vestibulaires et donnent comme elles des fibres cérébelleuses et bulbaires. Une partie de ces dernières passent dans le faisceau somatique moteur.

Le nerf cochléaire se comporte bien différemment, ses fibres se terminent dans les noyaux cochléaires au nombre de deux chez les Mammifères : le tubercule acoustique (qui n'a rien de commun avec le lobe de même nom des Poissons) et le noyau antérieur. Du tubercule acoustique partent des fibres dorsales

qui passent sur le plancher du quatrième ventricule et se divisent en deux caté-

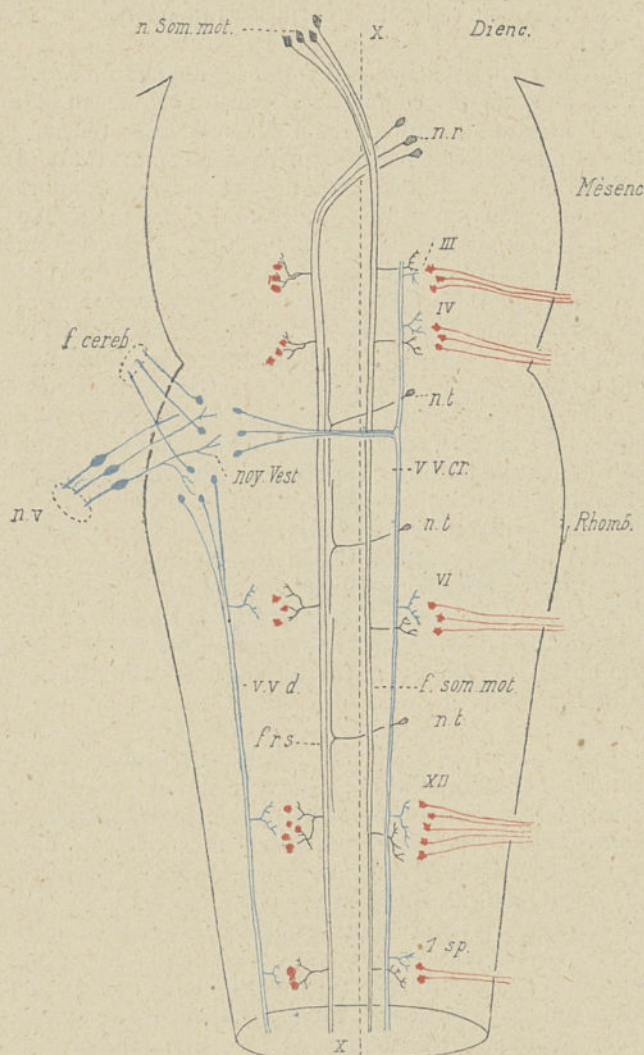


FIG. 180. — Voies centrales du nerf vestibulaire et éléments du noyau tectaire, en partie d'après EDINGER

Dienc., diencéphale; — f. céréb., faisceau vestibulo-cérébelleux; — f. r. s., faisceau rubro-spinal; — f. som. mot., faisceau somatique moteur; — Mésenc., mésencéphale; — n. r., noyau rouge (n. tegmentaire, pars); — n. som. mot., noyau somatique moteur; — n. t., élément du noyau tectaire; — n. v., nerf vestibulaire; — v. v. cr., voie vestibulaire croisée; — v. v. d., voie vestibulaire directe; — III, IV, VI, XII, noyaux et nerfs crâniens des paires correspondantes aux chiffres romains. Les voies vestibulaires sont en bleu, les voies motrices des paires crâniennes en rouge.

gories : les unes s'enfoncent immédiatement dans le bulbe et atteignent un noyau placé dans son épaisseur, l'olive supérieure du même côté; les autres

dépassent la ligne médiane et gagnent l'olive supérieure du côté opposé. Toutefois certaines des fibres venues du tubercule acoustique ne s'arrêtent pas dans l'olive et passent directement dans le faisceau acoustique central, qui prend naissance dans ces noyaux. Les fibres du noyau antérieur s'enfoncent transversalement dans le bulbe et rencontrent sur leur chemin le noyau trapézoïde du même côté. Les unes s'y terminent, les autres continuent vers celui du côté opposé. Ces fibres transversales tendues entre les noyaux trapézoïdes forment avec eux le corps trapézoïde. Des noyaux trapézoïdes part un gros faisceau, le faisceau acoustique central ou ruban de Reil latéral, formé en majeure partie par la continuation des voies cochléaires du côté opposé et qui se dirige crania-

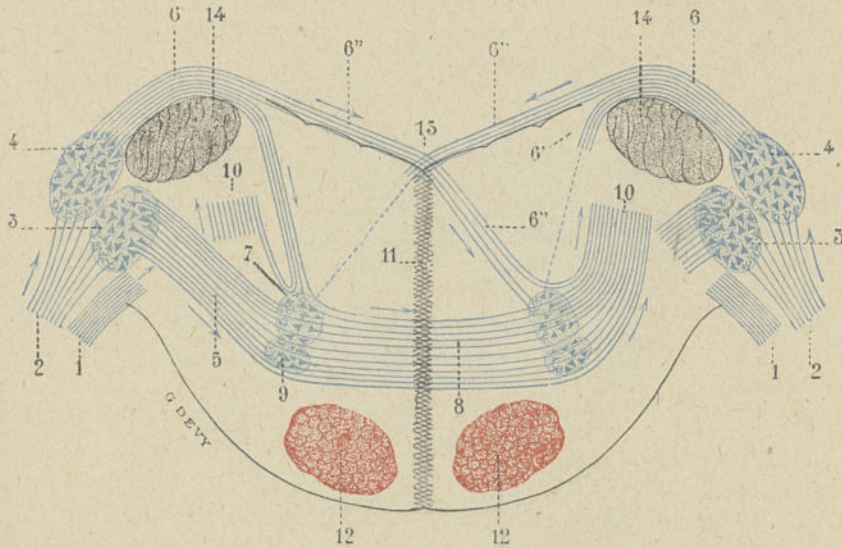


FIG. 181. — Schéma des voies cochléaires, d'après TESTUT.

1, nerf vestibulaire; — 2, nerf cochléaire; — 3, noyau antérieur; — 4, tubercule acoustique; — 5, fibres éfférentes du noyau antérieur; — 6, fibres éfférentes du tubercule acoustique; — 6', leur faisceau direct pour l'olive supérieure du même côté; — 6'', leur faisceau croisé pour l'olive supérieure du côté opposé; — 7, olive supérieure; — 8, corps trapézoïde; — 9, noyau trapézoïde; — 10, faisceau acoustique central (lemnisque latéral); — 11, raphé du bulbe; — 12, faisceaux pyramidaux; — 13, 4^e ventricule; — 14, pédoncule cérébelleux inférieur.

lement pour se terminer en partie dans le tubercule quadrijumeau postérieur, en partie dans l'écorce cérébrale. Les noyaux trapézoïdes fournissent aussi des voies réflexes pour les différents noyaux moteurs de la tête et du tronc.

Pour les autres noyaux de la moelle allongée on peut indiquer les connexions suivantes : l'olive bulbaire reçoit deux espèces de courants, l'un descendant venu probablement des foyers protubérantiels antérieurs, l'autre sensitif ou ascendant venu de la moelle, et ces courants sont transmis par elle au cervelet où ils aboutissent autour des dendrites des cellules de Purkinje (R. Y CAJAL). L'olive est donc un chaînon intercalé entre le cervelet et le reste du système nerveux central. Chez les Mammifères, les noyaux protubérantiels sont en rapport avec des collatérales des voies pyramidales et transmettent au cervelet, par les pédoncules moyens, l'excitation qu'ils en ont reçue.

Cervelet. — Le cervelet offre un développement très différent suivant les espèces. Sa forme la plus simple se rencontre chez les Cyclostomes et chez les Amphibiens où il consiste en une plaque verticale mince, placée transversalement au-dessus du quatrième ventricule et formée de deux feuillets, l'un cranial épais, de nature nerveuse, le cervelet proprement dit, l'autre caudal mince, la lame épendymaire continue avec la membrane recouvrante du quatrième ventricule. Entre ces deux feuillets se prolonge la cavité du quatrième ventricule, de sorte que le cervelet peut être considéré comme un sac placé sur les parois de la moelle allongée (EDINGER). Chez les Reptiles nageurs la plaque cérébelleuse est plus grosse. Chez les Poissons bons nageurs, comme les Téléostéens et chez les Sélaciens, elle se développe beaucoup plus et s'étend

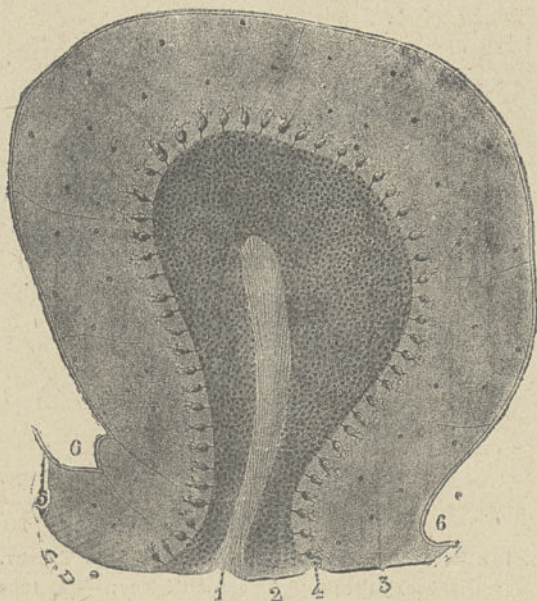


FIG. 182. — Coupe sagittale d'une lamelle cérébelleuse (schématique, d'après TESRUT).

1, substance blanche; — 2, couche des grains; — 3, couche moléculaire; — 4, couche des cellules de Purkinje; — 5, pie-mère; — 6, 6, sillons cérébelleux.

dans le feuillet caudal purement épithélial jusqu'alors. Le cervelet forme alors au moins deux plis transversaux (davantage chez certains Sélaciens) dont l'antérieur se prolonge chez les Téléostéens jusque sous le toit du mésencéphale. Les Poissons qui vivent dans la vase ont un cervelet peu développé. Chez les Oiseaux et chez les Mammifères, le cervelet se complique par la formation d'une série de plis transversaux pleins qui s'élèvent sur la surface du cervelet et augmentent considérablement son étendue. De plus, chez les Mammifères, il comprend trois lobes, un médian ou vermis et deux latéraux, les hémisphères cérébelleux. Pour certains auteurs le vermis répond au cervelet des Vertébrés inférieurs et les lobes latéraux représentent une acquisition nouvelle des Mammifères (EDINGER); pour d'autres ces derniers représentent au contraire les deux moitiés du cervelet primitif, et le vermis est une création nouvelle qui apparaît seulement chez les Oiseaux et chez les Mammifères.

La structure du cervelet est remarquablement uniforme parmi tous les Vertébrés. Lorsqu'il constitue une simple lame verticale (Amphibiens, certains Reptiles), il comprend en allant d'avant en arrière : une couche moléculaire dans laquelle se ramifient les dendrites de grosses cellules particulières disposées en une seule rangée, les cellules de Purkinje; en arrière des cellules de Purkinje existe une mince couche blanche, immédiatement suivie par un strate de cellules particulières, les grains du cervelet; enfin, en arrière des grains se trouve une couche blanche épaisse, formée par les cylindraxes des cellules de Purkinje et par des fibres venant des différents centres nerveux. Lorsque la substance nerveuse se développe dans le feuillet caudal, la même structure se répète en sens inverse dans ce feuillet transformé (substance blanche, grains, cellules de Purkinje, couche moléculaire), et l'ensemble forme une lamelle cérébelleuse pleine ou creuse ressemblant à celle de la figure 182. Dans la substance blanche du cervelet se rencontrent divers noyaux : les *noyaux dentelés* ou *olives cérébelleuses*, situés dans l'épaisseur des hémisphères, les *noyaux du toit* et les *noyaux globuleux*. Les noyaux dentelés se montrent déjà chez les Reptiles et chez les Oiseaux sous la forme de petites masses, les noyaux latéraux du vermis; on ne les a pas encore retrouvés chez les Vertébrés inférieurs, mais ils y existent sans doute, car ces animaux possèdent un pédoncule cérébelleux supérieur qui prend sans doute naissance comme chez les Vertébrés supérieurs dans l'olive cérébelleuse.

Le cervelet est relié au reste du système nerveux par des bras ou pédoncules au nombre de trois de chaque côté chez les Mammifères, ou de deux seulement chez les autres animaux : les pédoncules cérébelleux supérieurs, moyens et inférieurs.

Les pédoncules supérieurs (Homme) ou antérieurs (autres Vertébrés) se dirigent cranialement vers le mésencéphale et se croisent sur la ligne médiane avant d'arriver à une station qu'ils rencontrent dans ce dernier, le *noyau rouge*. Ils sont principalement formés de fibres ascendantes et descendantes reliant le cervelet au mésencéphale, mais chez l'Homme ils conduisent aussi à l'écorce cérébelleuse les fibres du faisceau spino-cérébelleux ventral (VAN GEHUCHTEN).

Les pédoncules cérébelleux inférieurs ou postérieurs se dirigent vers la moelle épinière. Ils renferment des fibres afférentes venues : 1^o de la moelle (faisceau spino-cérébelleux dorsal); 2^o des noyaux funiculaires du même côté (fibres arciformes externes postérieures); 3^o des mêmes noyaux du côté opposé, (fibres arciformes externes antérieures et fibres arciformes internes); 4^o de



FIG. 183. — Origine et trajet du pédoncule cérébelleux antérieur (schématique, d'après TESTUT).

1, écorce cérébelleuse; — 2, noyau dentelé; — 3, noyau rouge; — 4, thalamus; — 5, corps strié; — 6, capsule interne; — 7, écorce cérébrale; — 8, pédoncule cérébelleux antérieur avec 8' son faisceau croisé; 8'' son faisceau direct.

l'olive bulbaire du côté opposé, enfin 5° des noyaux des nerfs craniens et particulièrement du nerf vestibulaire.

Les pédoncules cérébelleux moyens se portent sur le côté ventral de la moelle allongée au-devant de laquelle ils forment la protubérance annulaire. Ils n'existent à l'état distinct que chez les Mammifères. Leur présence est liée à celle des hémisphères cérébelleux et des voies pyramidales qui transmettent au cervelet les incitations volontaires par l'intermédiaire des neurones protubérantiels dont l'axone se dirige dans les pédoncules moyens. Enfin le pédoncule moyen renferme encore des fibres commissurales venues d'une moitié du cervelet et se rendant dans l'autre moitié par la voie de la protubérance.

Le cervelet des Anamniotes malgré son apparence impaire et médiane dérive

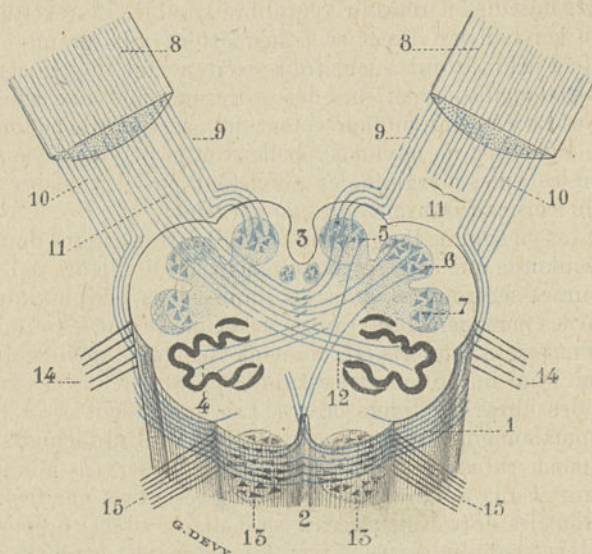


FIG. 184. — Schéma montrant le trajet des fibres arciformes (d'après TESTUT).

1, bulbe rachidien, vue antérieure; — 2, sillon médian antérieur; — 3, 4^e ventricule; — 4, olive; — 5, noyau de Goll; — 6, noyau de Burdach; — 7, trijumeau; — 8, pédoncule cérébelleux inférieur; — 9, fibres arciformes externes postérieures; — 10, fibres arc. ext. antérieures; — 11, fibres arciformes internes; — 12, pédoncule de l'olive; — 13, noyaux prépyramidaux (répondant à des noyaux protubérantiels); — 14, vague; — 15, hypoglosse.

de deux ébauches latérales symétriques, qui naissent du plancher et des parois latérales du quatrième ventricule. Il reçoit des fibres nerveuses des nerfs craniens sensibles, en plus petit nombre de IX et X, davantage de V, mais surtout de l'acoustique et du nerf latéral. Il est en outre relié au mésencéphale (toit optique) et par suite aux centres optique et olfactif et devient par là un mécanisme pour les mouvements du corps d'origine optique ou olfactive, aussi bien que pour ceux de la voie acoustico-latérale.

Les connexions du cervelet sont encore mal déterminées. D'après R. Y CAJAL, elles sont représentées chez les Mammifères par plusieurs voies différentes : 1° la voie motrice volontaire qui est celle des pédoncules cérébelleux moyens; 2° la voie sensitive réflexe qui est celle des pédoncules cérébelleux inférieurs; 3° la voie sensorielle ou vestibulaire qui suit également le pédoncule inférieur, et par une seule voie motrice efférente, le pédoncule cérébelleux supérieur. Le

cervelet entre en activité de trois manières : 1° en réponse aux excitations vestibulaires qui lui sont apportées par la voie sensorielle; 2° en réponse aux incitations sensibles venues de la moelle ou de bulbe; 3° en réponse aux excitations motrices volontaires venues de l'écorce. Toute l'écorce cérébelleuse reçoit des terminaisons du nerf vestibulaire qui se font au voisinage des cellules de Purkinje. Le courant passe ensuite de celles-ci dans une cellule des noyaux cérébelleux, puis par le pédoncule supérieur dans le noyau rouge qui fait partie du mésencéphale et d'un neurone de ce noyau dans une cellule motrice du bulbe ou de la moelle, à laquelle il arrive par le faisceau longitudinal postérieur. Les excitations du nerf vestibulaire ont une grande importance dans le fonctionnement automatique du cervelet, ce sont elles qui règlent les mouvements destinés à rétablir l'équilibre troublé. Les excitations venues par le faisceau cérébelleux direct se transmettent aux grains et de ceux-ci aux cellules de Purkinje qui à leur tour excitent un noyau cérébelleux qui envoie par les pédoncules supérieurs des ordres moteurs aux cellules du bulbe ou de la moelle. Le courant moteur volontaire passe par le pédoncule moyen, les cellules de Purkinje, un noyau cérébelleux et le pédoncule supérieur. Chez les animaux où les voies pyramidales n'existent pas il y a des fibres allant directement du cerveau intermédiaire au cervelet.

Le cervelet est en somme l'organe de l'équilibration et sans doute aussi celui du tonus musculaire, qui est très étroitement lié d'ailleurs à l'équilibration et dont les sources se trouvent dans les impressions périphériques apportées au cervelet par les nerfs sensibles, tant le vestibulaire que les cutanés.

VAN GEHUCHTEN a apporté récemment quelques modifications à cette manière de voir. Pour lui, le cervelet est un important relais des voies sensibles qui renferme des fibres de divers ordres. Les unes affectées à la sensibilité musculaire appartiennent aux cordons de Goll et de Burdach et se continuent dans le bulbe par le ruban de Reil; les autres sont réservées à la sensibilité au tact, à la chaleur et à la douleur. Elles sont représentées par les fibres spino-cérébelleuses dont les dorsales (faisceau cérébelleux direct) préposées à la sensibilité tactile arrivent au cervelet par le pédoncule cérébelleux inférieur, tandis que les ventrales (faisceau de Gowers), chargées de la sensibilité thermoalgésique passent par le pédoncule supérieur. Arrivées dans l'écorce cérébelleuse, ces deux sortes de fibres sont continuées par des neurones cérébello-olivaires allant des cellules de Purkinje à l'olive cérébelleuse, puis par un neurone olivo-thalamique allant à la couche optique, enfin par des fibres thalamo-corticales. Le pédoncule cérébelleux supérieur renferme donc une grande quantité de fibres sensibles appartenant à cette voie spino-cérébello-thalamo-corticale.

3. — Cerveau moyen

Le cerveau moyen comprend deux parties, l'une dorsale, le *toit* (toit optique), l'autre ventrale, la base du mésencéphale ou les pédoncules cérébraux des Mammifères. Le toit, très développé chez les animaux inférieurs, forme chez eux deux masses arrondies saillantes, les lobes optiques (voy. fig. 177). Chez les Téléostéens, les lobes optiques, très grands, dépassent par leur taille toutes les autres parties du cerveau. Ils sont aussi très volumineux chez les Oiseaux où ils sont rejetés sur les côtés de l'encéphale par le grand développement du cervelet. Chez tous ces animaux les lobes optiques sont creux et renferment un

diverticule du canal épendymaire. Chez les Mammifères le toit du mésencéphale est, relativement, beaucoup plus petit; il est formé par une lame épaisse renflée en quatre saillies disposées deux par deux de chaque côté de la ligne médiane, les *tubercules quadrijumeaux antérieurs* et *postérieurs*. Le canal épendymaire ne forme pas de diverticule à ce niveau, mais reste étroit et constitue l'aqueduc de Sylvius ou chemin du 3^e au 4^e ventricule. Cranialement, le toit du mésencéphale est limité par la commissure postérieure du cerveau.

La base du cerveau moyen (pédoncules cérébraux) prolonge la moelle allongée vers le diencéphale. Chez les Vertébrés inférieurs, elle continue régulièrement la moelle allongée dont elle conserve la forme. Chez les Mammifères sa face ventrale présente deux bandelettes saillantes qui s'étendent de la protu-

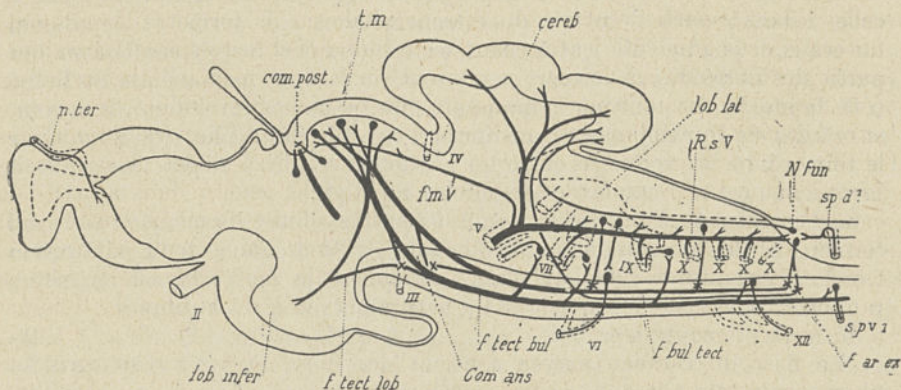


FIG. 185. — Schéma montrant les centres et les faisceaux reliés aux fibres cutanées générales chez les Poissons, d'après JOHNSTON.

Les croix penchées × indiquent le croisement des fibres et leur passage au côté opposé.

II à XII, deuxième à douzième paires crâniennes; — cerebr., cerveau; — com. ans., commissura ansulata; — com. post., commissure postérieure; — f. ar. ex., fibres arciformes externes; — f. bul. tect., faisceau bulbo-tectaire (ruban de Reil); — f. m. V., faisceau mésencéphalique du trijumeau; — f. tect. bul., faisceau tecto-bulbaire et spinal; — f. tect. lob., faisceau tecto-lobaire; — lob. infér., lobe inférieur; — lob. lat., lobe de la ligne latérale; — N. fun., noyau funiculaire; — n. ter., nerf terminal; — R. s. V., racine spinale du trijumeau; — sp. d¹, sp. v. 1, 1^{er} nerf spinal, sa racine dorsale et sa racine ventrale; — t. m., toit du mésencéphale.

bérance vers le cerveau et qui sont principalement formées par les voies motrices cortico-spinales.

Le toit optique offre à peu près toujours la même structure, il est formé par un grand nombre de cellules placées près de sa surface, et par des fibres situées en majeure partie dans sa profondeur. Il renferme dans sa partie caudale un noyau déjà distinct chez les Poissons et qui prend chez les Mammifères un développement presque aussi grand que celui du reste du toit, en formant le tubercule quadrijumeau postérieur. Le toit optique reçoit des fibres du nerf optique, des nerfs crâniens et notamment de l'acoustique, enfin de la moelle. Il reçoit aussi des fibres venues du diencéphale.

Les fibres du nerf optique se terminent presque toutes chez les Poissons dans les lobes optiques, un très petit nombre seulement d'entre elles vont au diencéphale. Chez les Mammifères, au contraire, une grande partie de ces fibres ne se terminent pas dans le toit et vont au diencéphale et au télencéphale (voy.

p. 337). Les fibres optiques arrivées dans le toit se répandent à sa surface en formant un plexus qui entre en rapport avec les dendrites des cellules. Les axones de ces dernières se dirigent vers le bulbe et vers la moelle. Quelques cellules envoient peut-être leurs axones jusque dans la rétine où elles formeraient les fibres centrifuges.

En dehors du nerf optique, les lobes optiques reçoivent des fibres sensibles venues de la moelle, des noyaux des nerfs craniens sensibles et particulièrement des noyaux cochléaires là où ils existent, enfin des noyaux funiculaires (ruban de Reil). Chez les Anamniotes presque toutes les fibres de ce ruban se terminent au niveau du toit. Chez les Mammifères elles vont plus loin et atteignent le diencéphale. Les cellules du toit en rapport avec toutes ces fibres sensorielles ou sensibles envoient leurs axones dans la couche profonde du toit, puis de celle-ci dans la partie ventrale du mésencéphale où ils forment de puissants faisceaux de chaque côté, les faisceaux tecto-bulbaire et tecto-spinal. La majeure partie des fibres de ces derniers se croisent sur la ligne médiane avec celles du côté opposé en formant une commissure plus ou moins développée, la *commissura ansulata* ou commissure ansiforme (voy. fig. 185). Chez les Anamniotes le toit optique renferme en outre un noyau de grandes cellules placé dorsalement à l'aqueduc. L'axone de ces cellules, fin et grêle, pénètre dans la cavité du canal central et se réunit à ceux venus des autres cellules du même noyau, pour former une fibre volumineuse, la fibre de Reissner qui s'étend à travers le canal central jusque vers l'extrémité caudale de la moelle où elle se met en rapport avec les cellules motrices. La nature nerveuse de la fibre de Reissner a du reste été contestée.

La base du cerveau moyen contient des fibres et des noyaux gris. Les fibres consistent : 1° dans le faisceau longitudinal postérieur ; 2° dans la substance réticulée répondant au faisceau fondamental antéro-latéral de la moelle ; 3° dans les fibres venues des noyaux funiculaires qui se terminent dans le toit optique (faisceau bulbo-tectaire des Anamniotes), ou qui vont au diencéphale (ruban de Reil des Mammifères) ; 4° dans les faisceaux tecto-bulbaires et spinaux ; 5° dans des fibres allant du diencéphale à la moelle et au cervelet (faisceaux thalamo-spinaux et thalamo-cérébelleux). Le faisceau longitudinal postérieur côtoie la ligne médiane et se dirige en arrière, les faisceaux thalamo-spinaux et cérébello-mésencéphaliques suivent les côtés.

Chez les Mammifères il s'ajoute à cette masse de fibres deux puissants faisceaux droit et gauche qui viennent de chacun des hémisphères et forment les voies cortico-spinales. Ces deux faisceaux font saillie à la partie ventrale du mésencéphale et forment le *ped*, tandis que le reste des fibres constitue la *calotte*. Le *ped* est séparé de la *calotte* par une lame épaisse de cellules nerveuses fortement pigmentées, le *locus niger*.

Les noyaux de la base du mésencéphale sont représentés par la continuation à ce niveau de la colonne grise ventrale somatique motrice, c'est-à-dire par les noyaux des IV^e et III^e paires craniennes. Ces noyaux sont placés immédia-

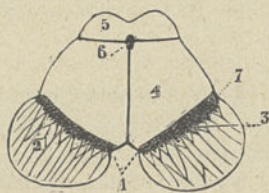


FIG. 186. — Coupe transversale du pédoncule cérébral (schématique, d'après TESSIER).

1, espace interpédunculaire ; — 2, pied du pédoncule ; — 3, locus niger ; — 4, calotte ; — 5, tubercules quadrijumeaux ; — 6, aqueduc de Sylvius ; — 7, sillon latéral de l'isthme.

tement au-dessous du canal de l'épendyme, dorsalement au faisceau longitudinal postérieur; le noyau de la IV^e paire est rattaché par certains auteurs à l'isthme du rhombencéphale. En dehors de ces amas gris on trouve un petit noyau moteur pour le trijumeau, d'autres noyaux latéraux, surtout développés chez les Vertébrés inférieurs, et enfin chez les Mammifères un gros noyau dans lequel se termine le pédoncule antérieur du cervelet, le *noyau rouge*. Chez les Sélaciens, ce noyau est enfoncé dans l'hypothalamus; chez les Téléostéens il ne se dégage pas encore nettement des autres noyaux de ce dernier; il est tout petit chez les Amphibiens et les Reptiles, assez gros et bien limité chez les Mammifères. Pour EDINGER, le noyau rouge fait partie d'une série de noyaux moteurs disséminés dans le plancher du cerveau moyen et du rhombencéphale, et qu'il réunit sous le nom de noyau moteur tegmentaire, *nucleus motorius tegmenti* (voy. fig. 180). Le noyau tegmentaire forme une puissante voie d'association motrice entre le cervelet, certains nerfs craniens sensibles, particulièrement le vestibulaire, et les noyaux moteurs craniens et spinaux. Il donne des voies ascendantes et descendantes qui se mélangent au faisceau somatique moteur et se rendent aux noyaux moteurs qui viennent d'être indiqués.

En résumé, le cerveau moyen est un lieu de passage pour les fibres de la moelle et du bulbe allant au cerveau ou en provenant et un centre autonome de haute valeur. En effet, le toit optique recevant des excitations multiples apportées par les voies de la sensibilité générale, les voies optiques et les voies acoustiques, constitue un centre réflexe des plus importants qui peut réagir sur tout l'appareil moteur de l'animal. Jusqu'aux Mammifères, il contient le mécanisme le plus compliqué et le plus puissant de tout l'encéphale (EDINGER).

4. — Diencephale

Le diencephale, compris entre le mésencéphale et le télencéphale, présente une voûte mince, restée à l'état épithélial dans la majeure partie de son étendue, des parois latérales épaisses et un plancher.

Sa voûte forme l'épithalamus qui comprend : la lame épithéliale qui ferme le diencephale en dessus, le ganglion de l'habénula avec le pédoncule antérieur de la glande pinéale et l'appareil pinéal.

Sa paroi latérale est subdivisée en deux parties, l'une cranio-dorsale plus étendue forme le thalamus ou couche optique, l'autre caudale plus petite est le métathalamus ou corps genouillé. Son plancher ou hypothalamus, très développé chez les Anamniotes, comprend en allant d'avant en arrière le chiasma des nerfs optiques, l'infundibulum avec la tige pituitaire ou hypophysaire flanquée de chaque côté de deux lobes saillants, les lobes inférieurs, le sac vasculaire et les corps mamillaires. Chez les Amniotes, les lobes inférieurs ont disparu ou sont représentés simplement par une partie du tubercule cendré (infundibulum) et le sac vasculaire est remplacé par une petite surface saillante, l'éminence sacculaire.

La voûte du diencephale est directement visible de l'extérieur chez les Cyclostomes, les Sélaciens et les Amphibiens où elle forme une partie de la face dorsale du cerveau. On peut en apercevoir encore une faible étendue chez les Reptiles, chez les Téléostéens elle est cachée par les lobes optiques très développés et il en est à peu près de même chez les Oiseaux. Chez les Mammifères,

elle est entièrement recouverte par les hémisphères cérébraux. Sous cette voûte s'étend la partie dorsale du troisième ventricule, élargie en une fente horizontale.

La paroi latérale du diencéphale est épaisse et renferme beaucoup de substance grise. Le troisième ventricule qu'elle limite latéralement offre à son niveau l'aspect d'une simple fente sagittale.

Épithalamus. — L'épithalamus comprend en dehors de l'appareil pinéal, un ganglion constant dans la série des Vertébrés, le ganglion de l'habénula. Les deux ganglions habénulaires, plus développés chez les animaux inférieurs que chez l'Homme, sont réunis par la commissure de l'habénula qui passe dans le toit du diencéphale. Ils sont en rapport avec les centres olfactifs du télencéphale. Chez les Poissons ils reçoivent un faisceau (olfacto-habénulaire) venu d'un noyau olfactif secondaire placé à la base du corps strié; à partir des Amphibiens il s'ajoute au faisceau olfacto-habénulaire des fibres venues de l'écorce cérébrale (faisceau cortico-habénulaire, confondu avec le précédent dans la strie médullaire ou *tænia thalami*). Les fibres de la strie médullaire ou pédoncule antérieur de la glande pinéale se croisent dans la commissure habénulaire pour se rendre dans le ganglion habénulaire du côté opposé. Du ganglion de l'habénula part un faisceau, le faisceau habénulo-pédonculaire (rétro-réflexe ou de Meynert, de l'Homme) qui se dirige vers le côté ventral du thalamus pour se terminer dans un ganglion (ganglion interpédonculaire du côté opposé) lequel envoie à son tour des fibres descendantes dans le bulbe. Le ganglion de l'habénula est aussi en rapport avec les nerfs de l'appareil pinéal lorsqu'ils existent.

Appareil pinéal. — L'appareil pinéal, là où il est le plus complètement développé (Sauriens), se compose de deux organes, l'organe pariétal en avant,

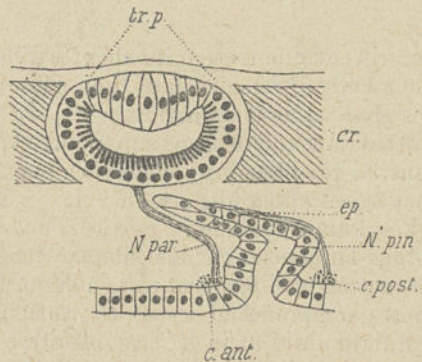


FIG. 187. — Schéma de l'organe pariétal des nerfs pariétal et pinéal chez les Sauriens, d'après GAUPP.

c. ant., commissure antérieure; — *c. post.*, commissure postérieure; — *cr.*, paroi crânienne; — *ép.*, épiphyse; — *N. par.*, nerf pariétal; — *N. pin.*, nerf pinéal; — *tr. p.*, trou pariétal.

l'épiphyse en arrière. L'organe pariétal et l'épiphyse naissent chez quelques Sauriens sous la forme de deux évaginations médianes consécutives de la voûte du diencéphale. Chez beaucoup d'autres l'organe pariétal forme au contraire comme un diverticule de la paroi crâniale de l'épiphyse. Au bout

d'un certain temps l'organe pariétal se sépare du toit du diencephale ou de l'épiphyse et forme une vésicule indépendante.

GAUPP décrit chez les Sauriens trois formes de l'appareil pinéal. Dans la première qui est celle de la plupart des espèces, l'organe pariétal a une structure oculiforme. Il est séparé de l'épiphyse dont l'extrémité distale se termine en tube aveugle dans son voisinage. Sa paroi distale s'épaissit en une lentille que l'on a comparée au cristallin, sa paroi proximale se stratifie en plusieurs couches et forme une membrane considérée comme une rétine. L'organe pariétal ainsi constitué se place dans un trou de la voûte du crâne, le trou pariétal, devant lequel la peau manque de pigment et présente une tache claire. Cet œil

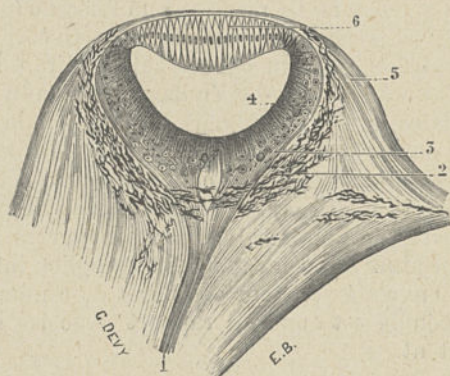


FIG. 188. — Œil pinéal de *Lacerta ocellata* (d'après SPENCER, emprunté à TESRUT).

1, nerf pariétal; — 2, cellules pigmentées (choroïde); — 3, couche de cellules à gros noyau; — 4, rétine; — 5, dure-mère; — 6, cristallin.

pariétal a une structure plus ou moins parfaite chez les différentes espèces; chez quelques-unes il est pourvu de fibres nerveuses, qui, nées de son pôle proximal, se portent vers le cerveau en formant un nerf, le nerf pariétal. Ce dernier gagne la commissure de l'habénula ou commissure supérieure et pénètre dans le ganglion habénulaire droit. Cette structure élevée se rencontre chez *Hatteria*. Dans la plupart des autres espèces elle est en voie de régression et le nerf pariétal n'existe qu'à l'état embryonnaire.

Dans le deuxième type l'organe pariétal peut être situé dans un trou pariétal, mais il n'a pas la structure oculiforme et reste à l'état d'une simple vésicule creuse réunie au cerveau par un pédicule creux (*Cyclodus*), ou bien il forme en dessous du crâne une petite sphère pleine (*Ceratophora*); ces prétendus organes pariétaux ne sont peut-être que l'extrémité distale de l'épiphyse.

Enfin, dans le troisième type (*Gecko*), l'organe pariétal manque totalement.

Dans toutes ces formes l'épiphyse reste toujours unie au toit du diencephale. Elle constitue une évagination en doigt de gant dont la paroi, de nature épithéliale, est plus ou moins plissée, et qui se termine en cul-de-sac dans le voisinage de l'organe pariétal. Chez certaines espèces (*Anguis*) l'extrémité de l'épiphyse donne deux ou trois bourgeons vésiculeux qui s'en détachent, se chargent plus ou moins de pigment et forment au voisinage de l'organe pariétal des yeux pinéaux accessoires. Ces prétendus yeux n'ont rien de commun avec un organe des sens, mais il est fort probable que l'épiphyse

a pu jouer à un moment donné le rôle d'organe sensoriel parce que l'on a trouvé (KLINCKOWSTRÖM) dans certains embryons d'*Iguana* un nerf allant de l'épiphyse à la commissure postérieure, le *nerf pinéal*.

Il est facile de comparer à cet appareil bien développé les dispositions que l'on trouve dans les différents groupes.

Chez les Cyclostomes (Ammocète, Lamproie), l'appareil pinéal est représenté par deux petites vésicules superposées l'une à l'autre qui se placent sous une lacune de la paroi craniale, vis-à-vis d'une tache claire de la peau. La plus dorsale de ces deux vésicules a une structure voisine de celle d'un œil pariétal. Elle est reliée au cerveau par un nerf qui aboutit à la commissure postérieure. L'autre vésicule, située ventralement à la précédente, est plus petite, incolore, et a une structure plus simple. Elle est rattachée par un nerf au ganglion habénulaire gauche. Il paraît donc tout naturel de la comparer à l'organe pariétal des Sauriens, et si cette comparaison est justifiée on aurait dans les Cyclostomes

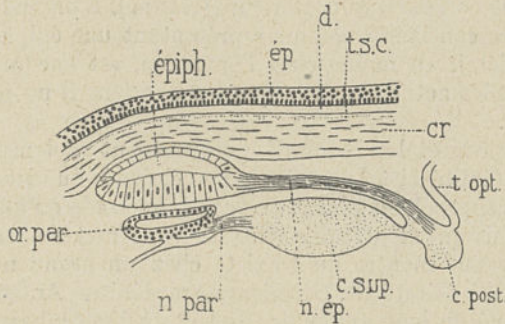


FIG. 189. — Appareil pinéal de la Lamproie (schématique).

d., derme; — c. post., commissure postérieure; — cr., crâne; — c. sup., commissure supérieure; — ép., épiderme; — épiph., épiphyse; — n. ép., nerf épiphysaire; — n. par., nerf pariétal; — or. par., organe pariétal; — t. opt., toit optique; — t.s.c., tissu sous-cutané.

une forme primitive munie de l'appareil pinéal complet des Sauriens avec cette seule différence que chez eux ce serait l'épiphyse qui présenterait la structure la plus voisine d'un organe sensoriel. Malheureusement certaines données embryologiques tendent à faire considérer la vésicule ventrale comme une parapyse et par conséquent comme tout à fait distincte de l'organe pariétal.

Chez beaucoup de Téléostéens l'appareil pinéal est représenté par une longue tige qui, partant de la voûte du diencéphale, se dirige en avant et se termine par une extrémité légèrement renflée placée contre la paroi craniale (*Leuciscus*) ou même dans un trou pratiqué dans cette paroi, le trou frontal (*Callichthys*). Dans d'autres cas (Anguille), elle est plus courte et reste accolée au cerveau antérieur. Chez *Salmo purpuratus*, HILL a décrit vers le renflement terminal de cette tige des fibres dirigées vers la commissure postérieure. C'est donc une épiphyse. Un organe pariétal se retrouve aussi à l'état embryonnaire, mais il se développe peu et forme une petite vésicule accolée au pédicule de l'épiphyse dans sa partie proximale. HILL a aussi retrouvé dans l'embryon d'*Amia* une épiphyse et un organe pariétal.

Chez les Sélaciens l'épiphyse existe seule. Elle est représentée par une longue tige qui, partant du toit du diencéphale, se dirige en avant pour se ter-

miner par une extrémité renflée, pleine ou creusée d'une cavité. Chez *Raja* et *Scyllium*, la partie terminale de l'épiphyse est logée dans le tissu qui comble le trou préfrontal du crâne. Chez *Pristiurus* elle est encastrée dans la dure-mère du trou préfrontal. Chez les autres Plagiostomes elle ne s'étend pas aussi loin et vient se loger dans la dure-mère en arrière du trou préfrontal. Chez *Torpedo*, l'épiphyse est beaucoup plus réduite et a la forme d'une courte évagination digitée du toit du diencéphale.

Chez les Amphibiens Anoures l'appareil pinéal est représenté dans l'embryon par une évagination en doigt de gant du toit du diencéphale dont l'extrémité distale, légèrement renflée, vient se placer sous l'ectoderme de la tête. Cette extrémité se sépare de la tige qui lui a donné naissance et après le développement de la paroi crânienne, elle reste en dehors de cette dernière sous la peau, formant ce que l'on a appelé à tort l'organe pariétal. Cet organe est le plus superficiel des organes pinéaux que l'on connaisse, puisqu'il dépasse la paroi crânienne. Il renferme vraisemblablement des fibres nerveuses qui se rendraient dans la commissure postérieure (GAUPP). L'organe frontal et sa tige peuvent donc être considérés comme représentant une épiphyse. La présence d'un organe pariétal, au moins chez l'embryon, est encore en question.

Chez les Reptiles actuels autres que les Sauriens il ne paraît pas exister d'organe pariétal.

Enfin les Oiseaux et les Mammifères possèdent seulement une épiphyse courte dont l'extrémité distale, toujours peu éloignée du diencéphale, présente une structure se rapprochant plutôt du type lymphoïde ou glandulaire que du type sensoriel, mais qui montre d'incontestables caractères de régression.

Cette brève revue montre qu'il existe chez un grand nombre de Vertébrés (Cyclostomes, Téléostéens, Sélaciens, Amphibiens Anoures et la majeure partie des Sauriens) un long appendice du toit du diencéphale se terminant par un renflement, logé sous la peau (Amphibiens Anoures), dans un trou du crâne (quelques Sélaciens, Sauriens), ou bien en dedans de la paroi crânienne dans la dure-mère (la plupart des Poissons). Mais cet organe n'est pas le même chez tous ces êtres : chez les Cyclostomes, les Amphibiens Anoures, les Téléostéens et les Sélaciens il est formé par l'épiphyse. Chez les Sauriens seuls il dérive de l'organe pariétal situé en avant de l'épiphyse. Toutefois ces deux sortes d'organes ont pu constituer à un moment donné de véritables organes sensoriels comme le prouvent l'existence de nerfs pour tous deux et le fait que l'épiphyse de l'Ammocète offre à peu près la structure d'un oeil pariétal.

Quelles relations ont entre eux l'épiphyse et l'organe pariétal? Sont-ce deux organes indépendants l'un de l'autre ou bien deux parties d'un même organe? La question n'est pas tranchée. Il n'est pas certain non plus qu'ils aient toujours été impairs et la présence de deux nerfs pariétaux chez certains embryons d'*Iguana* en même temps que d'autres observations embryologiques peuvent faire penser qu'ils dérivent de deux formations primitivement paires et secondairement fusionnées.

Une seule chose est certaine, c'est la présence d'organes sensoriels, non soupçonnés il y a un peu plus de vingt ans. Ces organes dont l'oeil pariétal d'*Hatteria* peut donner une idée ont été considérés tantôt comme un organe visuel (oeil pinéal), tantôt comme un organe thermo-esthésique (RABL-RÜCKARDT). Actuellement ils ne sont bien développés que dans un petit nombre d'espèces, mais il est probable qu'ils ont eu plus d'importance autrefois. On a trouvé un trou pariétal dans le crâne de nombreux Vertébrés fossiles (Stégo-

céphales, Ichthyosaures, Plésiosaures). Ce trou existe aussi dans le crâne de la plupart des Sauriens actuels, même dans ceux qui n'ont plus d'organe pariétal oculiforme et on observe dans beaucoup de Poissons (certains Sélaciens, plusieurs espèces de Siluridés parmi les Téléostéens) un trou frontal qui a dû servir autrefois à loger un organe sensoriel aujourd'hui dégénéré.

Thalamus. — Le thalamus, chez les Poissons, ne reçoit pas de fibres venues de la moelle, car le lemnisque se termine chez ces animaux dans le toit optique; il est en rapport avec le télencéphale par un puissant faisceau strio-thalamique formé principalement de fibres descendantes qui viennent du corps strié et se terminent dans un noyau d'où partent d'autres fibres descendantes, formant les faisceaux thalamo-bulbaires et thalamo-spinaux qui passent dans la moelle allongée pour se terminer dans les noyaux moteurs du bulbe et de

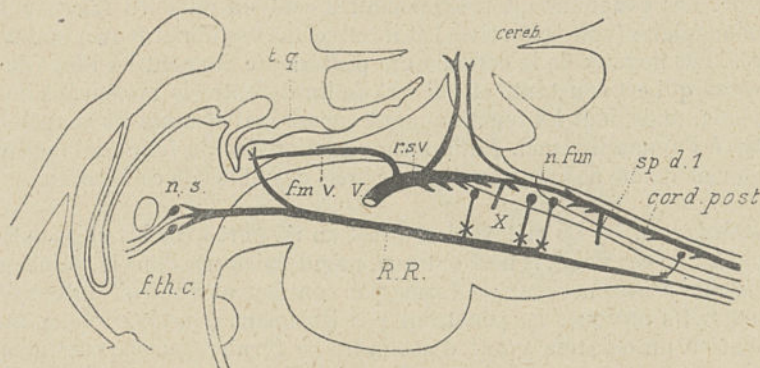


FIG. 190. — Schéma montrant les centres et les faisceaux reliés aux fibres cutanées générales chez l'Homme, d'après JOHNSTON.

Les croix penchées X indiquent le croisement des fibres.

V, cinquième paire; X, dixième; — *cerab.*, cervelet; — *cord. post.*, cordon postérieur; — *f. m. V.*, faisceau mésencéphalique du trijumeau; — *f. th. c.*, fibres thalamo-corticales; — *n. fun.*, noyau funiculaire; — *n. s.*, noyau sensitif du thalamus; — *r. s. V.*, racine spinale du trijumeau; — *R. R.*, ruban de Reil; — *sp. d. 1*, racine dorsale de la première paire spinale; — *t. q.*, tubercules quadrijumeaux.

la moelle. Ces faisceaux strio-thalamiques et thalamo-bulbaires se rencontrent chez tous les Vertébrés, mais chez les Mammifères leur importance est beaucoup diminuée par la présence des voies motrices corticales. Le thalamus paraît donc chez les Poissons être un relai pour les fibres venues du télencéphale et qui transmettent des excitations motrices puisées dans les centres supérieurs de l'olfaction et de la gustation (corps épistrié).

Chez les Mammifères le thalamus devient un relai important des voies sensibles vers le cerveau, parce que le ruban de Reil arrive jusqu'à lui pour se terminer, peut-être complètement, au niveau d'un noyau situé médialement au corps genouillé, le *noyau sensitif* de R. Y CAJAL (noyau ventral d'autres auteurs). En dehors du noyau sensitif dans la partie caudale du thalamus existe chez l'Homme un noyau gris spécial, le *pulvinar*, qui est le point d'arrivée d'un grand nombre de fibres optiques. Enfin, il existe encore à sa partie craniale un noyau voisin de la voûte du diencéphale le *noyau dorsal* qui est en

rapport avec un faisceau constant, le faisceau mamillo-thalamique ou de Vicq d'Azyr qui vient des corps mamillaires et fait partie des voies olfactives.

Chez les Mammifères les noyaux du thalamus sont en connexion avec l'écorce cérébrale par une série de fibres ascendantes et descendantes, c'est-à-dire thalamo-corticales et cortico-thalamiques qui partent de leur face externe et se portent en divergeant vers toutes les parties de l'écorce cérébrale. Ces fibres sont réunies en une couche épaisse, la *capsule interne* comprise entre les noyaux thalamiques et le noyau lenticulaire du corps strié; au-dessus du corps strié la capsule interne se déploie en éventail (couronne rayonnante) pour distribuer ses fibres à l'écorce.

Le thalamus renferme en outre divers noyaux que l'on a rattachés parfois à l'hypothalamus; ce sont : 1^o le ganglion interpédonculaire; 2^o les noyaux de la commissure postérieure; 3^o le noyau d'origine du faisceau longitudinal postérieur. Les ganglions interpédonculaires sont un relai du faisceau habénulo-pédonculaire (voies olfactives) et ils envoient des fibres descendantes dans l'allongée. Les noyaux de la commissure postérieure donnent les fibres de cette commissure qui est constante et qui sert de limite entre le mésencéphale et le diencéphale, mais dont les fonctions sont encore mal connues et se rattachent peut-être à l'appareil visuel. Enfin le noyau d'origine du faisceau longitudinal postérieur ne donne naissance qu'à une partie des fibres de ce faisceau.

Métathalamus. — Le métathalamus est en rapport avec les voies optiques. La première de ces voies, le nerf optique, prend naissance dans la rétine qui est elle-même un centre nerveux, et forme par conséquent une voie intercentrale. Les deux nerfs optiques ne pénètrent pas isolément dans le cerveau, mais se réunissent en un chiasma avant d'atteindre ce dernier, puis se continuent en arrière du chiasma en un faisceau saillant à la face ventro-latérale du diencéphale, la *bandelette optique* qui se dirige vers le métathalamus.

Le chiasma optique est total dans le plus grand nombre des Vertébrés, partiel chez quelques-uns seulement. Lorsque le chiasma est total les fibres du nerf optique d'un côté passent entièrement de l'autre côté, et alors les deux nerfs se croisent sans se mêler ou l'un passe dans l'autre à travers une boutonnière, ou bien leurs fibres s'entrecroisent par fascicules distincts ou une à une. Le chiasma total s'observe, d'après R. Y CAJAL, chez les animaux dont les yeux sont latéraux et dont les axes visuels sont fortement divergents en avant. Chez les animaux à yeux frontaux ou à axes parallèles le chiasma n'est que partiel, comme on le verra plus loin. La question de l'entrecroisement des fibres optiques a donné lieu à une intéressante théorie de R. Y CAJAL permettant d'expliquer certaines dispositions structurales du système nerveux central. Pour cet auteur, la correcte perception mentale de l'espace visuel exige l'activité synergique d'un centre de perception bilatéral dans lequel se projette, par moitié et sous la forme d'un panorama continu et de sens égal, la double image rétinienne. L'entrecroisement total des fibres optiques dans les animaux à yeux latéraux permet justement de réaliser cette condition.

Chez les animaux à yeux frontaux ou à axes parallèles le chiasma des fibres d'une même rétine est incomplet, la moitié latérale des fibres ne se croise pas et va directement dans l'hémisphère du même côté tandis que la moitié médiale se croise et va de l'autre côté. Mais chaque hémisphère reçoit ainsi les images recueillies par les moitiés alternes des deux yeux (latérale de l'un

et médiale de l'autre), c'est-à-dire, à cause même de la formation de l'image dans la rétine, l'image du côté opposé au sien propre, et l'on se trouve ainsi ramené au cas des cerveaux à chiasma complet.

L'entrecroisement des fibres optiques étant une condition indispensable de la vision correcte a dû exister dès le début, et il a entraîné la formation des décussations tant motrices que sensitives observées dans les centres nerveux. Le croisement des voies optiques provoqua celui des voies motrices cérébrale et cérébelleuse, afin d'avoir une réaction du même côté que l'excitation périphérique. Il en arriva autant pour les voies centrales tactiles, acoustiques et tactiles musculaires qui se croisent pour que leurs stations cérébrales ou centrales représentatives d'une même moitié de l'espace correspondent avec les stations visuelles du même côté.

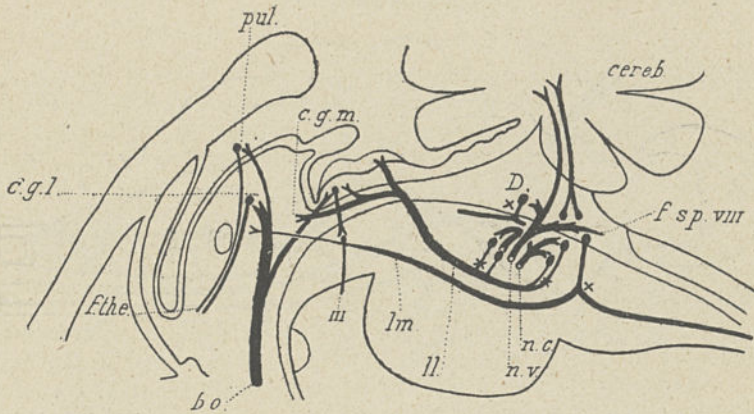


FIG. 191. — Schéma montrant les terminaisons centrales des nerfs vestibulaire et cochléaire, de la bandelette optique et de ses principaux faisceaux secondaires chez l'Homme, d'après JOHNSTON.

b. o., bandelette optique; — *cereb.*, cervelet; — *c. g. l.*, corps genouillé latéral; — *c. g. m.*, corps genouillé médial; — *D.*, noyau de Deiters; — *f. sp. VIII*, faisceau spinal de la VIII^e paire; — *f. th. e.*, fibres optiques thalamo-corticales; — *l. l.*, lemnie latéral; — *l. m.*, lemnie médian (ruban de Reil); — *n. c.*, nerf cochléaire; — *n. v.*, nerf vestibulaire; — *pul.*, pulvinar; — *III*, troisième paire.

Les fibres de la bandelette optique arrivent au métathalamus. Le métathalamus renferme chez tous les Poissons un noyau puissant, le *corps genouillé latéral*. Chez les Reptiles et les Oiseaux ce corps présente une portion ventrale située cranialement et une portion dorsale placée caudalement. Cette dernière forme peut-être en se développant davantage le *corps genouillé interne* des Mammifères, tandis que le *corps genouillé externe* de ces animaux représente le corps genouillé latéral. Chez les Poissons les fibres optiques donnent simplement quelques collatérales au corps genouillé et vont se terminer dans le toit optique. Chez les Mammifères, au contraire, une partie de ces fibres se terminent dans le corps genouillé externe, d'autres se rendent dans le pulvinar, et enfin quelques-unes seulement s'étendent jusqu'au tubercule quadrijumeau antérieur. Il y a aussi quelques fibres directes pour l'écorce qui traversent le corps genouillé sans s'y arrêter. Le corps genouillé interne ou médial des Mammifères est en rapport avec une partie de la bandelette optique qui

semble s'y terminer. Mais ces fibres n'appartiennent pas au système optique, ce sont des fibres commissurales qui suivent la bandelette optique et le chiasma pour passer d'une moitié du cerveau à l'autre; elles paraissent se rapporter au système acoustique, auquel se reliait par conséquent le corps genouillé médial, qui est du reste placé sur le chemin des fibres acoustiques centrales se dirigeant vers l'écorce (Voy. fig. 191).

Hypothalamus. — L'hypothalamus est surtout en rapport avec les voies olfactives et gustatives. Chez les Poissons où ces voies sont bien développées il existe un faisceau gustatif de troisième ordre qui va du noyau gustatif cérébelleux aux lobes inférieurs. Ces derniers reçoivent, en outre, des fibres olfactives de troisième ordre venues du lobe olfactif et qui forment les *faisceaux olfacto-hypothalamiques médial et latéral*. Les lobes inférieurs émettent un fais-

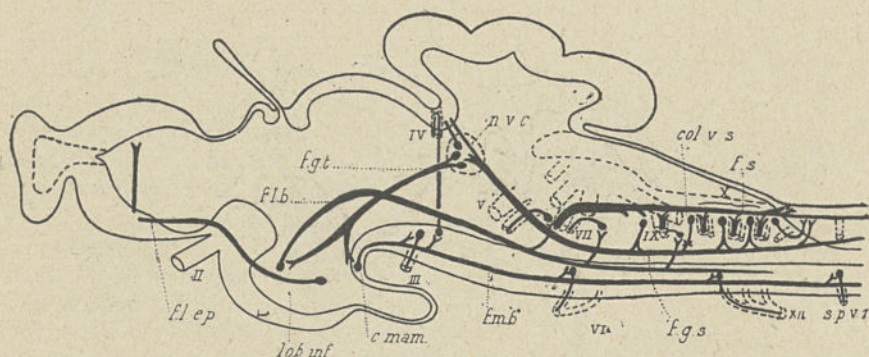


FIG. 192. — Schéma montrant les centres et les faisceaux de la sensibilité viscérale chez les Poissons, d'après JOHNSTON.

c. mam., corps mamillaire; — *col. v. s.*, colonne viscérale sensible; — *f. g. s.*, faisceau gustatif secondaire; — *f. g. t.*, faisceau gustatif de troisième ordre; — *f. l. b.*, faisceau lobo-bulbaire; — *f. l. ép.*, faisceau lobo-épistrié; — *f. m. b.*, faisceau mamillo-bulbaire; — *f. s.*, faisceau solitaire; — *n. v. c.*, noyau viscéral du cervelet; — *sp. v. 1.*, première paire spinale, partie ventrale; — *II à X*, les paires crâniennes correspondantes.

ceau ascendant destiné au corps épistrié du télencéphale (*faisceau lobo-épistriatique*) qui permet sans doute la réunion dans l'épistrié des excitations gustatives et des excitations olfactives apportées à l'épistrié par des tractus du télencéphale. Les lobes inférieurs émettent aussi des faisceaux descendants *lobo-bulbaires* et *lobo-spinaux* qui relient les noyaux moteurs aux centres olfactifs et gustatifs qu'ils renferment. Enfin le corps mamillaire émet un petit faisceau descendant (*f. mamillo-bulbaire*) qui existe comme on le verra chez tous les Vertébrés.

Le sac vasculaire est à la fois un organe glandulaire concourant à la sécrétion du liquide céphalo-rachidien et un organe nerveux capable d'apprécier la composition chimique ou l'état de ce liquide. On trouve en effet parmi les cellules épithéliales qui forment sa paroi un certain nombre de cellules sensorielles munies d'un axone qu'elles envoient dans le thalamus, et il renferme des fibres afférentes qui viennent d'un noyau des lobes inférieurs et qui peuvent régler son fonctionnement d'après les données reçues de ces cellules sensorielles.

Chez les Vertébrés supérieurs, les lobes inférieurs ont disparu en même temps que le sac vasculaire s'est réduit à l'éminence sacculaire. Les voies gustatives ne sont pas connues. Les faisceaux lobo-bulbaires manquent aussi complètement. Le corps mamillaire forme une partie importante de l'hypothalamus et il est en rapport non seulement avec des fibres olfacto-hypothalamiques, mais avec une autre voie olfactive venue de l'écorce, le fornix. Il émet un faisceau mamillo-pédonculaire comme chez les Poissons, mais en outre, les collatérales des fibres de ce faisceau forment un tractus ascendant qui va se terminer dans le noyau dorsal du thalamus, le *faisceau mamillo-thalamique* ou de Vicq-d'Azyr.

5° Télencéphale.

Le cerveau antérieur offre un développement croissant des Poissons jusqu'aux Mammifères. Il est infiniment compliqué chez ces derniers et surtout chez l'Homme. De toutes les vésicules cérébrales présentes chez l'embryon c'est celle dont le développement est poussé le plus loin et qui acquiert le plus de parties nouvelles. Aussi le télencéphale diffère-t-il finalement beaucoup plus de sa forme initiale que ne le font le cerveau moyen et le cerveau postérieur. La structure du télencéphale sera donnée ici surtout d'après JOHNSTON.

Chez les Poissons c'est une simple vésicule médiane placée tout entière au-devant du diencéphale (voy. fig. 177). La paroi craniale de cette vésicule (lame terminale) présente toujours une légère échancrure sagittale qui marque bien sa bilatéralité, mais cette échancrure ne repousse jamais la lame terminale jusqu'au voisinage du diencéphale comme cela arrive chez les autres Vertébrés. La lame terminale, mince chez les Téléostéens, acquiert chez les Sélaciens une grande épaisseur. Chaque moitié du télencéphale se prolonge à son extrémité craniale par les lobes olfactifs. Ces derniers sont formés : 1° par le bulbe olfactif dans lequel se terminent les fibres du nerf olfactif, et 2° par un pédicule plus ou moins allongé (Sélaciens). Parfois ce pédicule manque et le bulbe olfactif se confond avec le télencéphale (Lamproies).

Le canal central du névraxe forme dans le télencéphale un ventricule médian, continuation directe du ventricule du diencéphale et qui donne deux prolongements latéraux (ventricules latéraux), se poursuivant jusque dans les lobes olfactifs. Leurs orifices dans le ventricule médian sont les trous de Monro.

Le télencéphale présente une base ou plancher et une voûte qui se continue avec la base par des parois latérales plus ou moins développées. La base comprend de chaque côté de la ligne médiane le ganglion basal ou *corps strié* et une lame de substance nerveuse placée en avant et sur les côtés du corps strié, continue avec les lobes olfactifs et qui appartient comme eux à l'appareil de l'olfaction. Chez les Téléostéens et les Ganoides les deux ganglions basaux visibles à travers la voûte mince du télencéphale ont longtemps été pris à tort pour les hémisphères cérébraux. Chez les Sélaciens ils se confondent en partie avec les parois latérales et la voûte du télencéphale fortement épaissies. La lame de substance nerveuse développée en avant et sur les côtés des ganglions basaux reçoit les voies olfactives secondaires. On l'appelle pour cela le lobe olfactif postérieur ou mieux *l'aire olfactive*.

La voûte du cerveau antérieur a reçu le nom de pallium ou de manteau.

Chez les Téléostéens et les Ganoides le pallium est formé d'une simple lame épithéliale qui, partant du plancher du télencéphale, passe au-dessus des ganglions basaux. Cette voûte n'est pas divisée par un sillon sagittal en deux moitiés symétriques, il n'existe par conséquent pas d'hémisphères. Les deux lobes qui ont souvent été désignés comme tels répondent simplement aux deux ganglions basaux, vus par transparence à travers le pallium épithélial. Chez les Sélaciens la substance nerveuse envahit les parois latérales et la voûte du télencéphale, mais elle ne répond pas cependant dans cette dernière à une écorce cérébrale proprement dite, car elle appartient simplement à l'aire olfactive, très développée chez ces animaux. L'écorce cérébrale n'est représentée chez les Sélaciens que par une faible portion du *corps épistrié* qui surmonte le ganglion basal.

Les faisceaux nerveux propres au télencéphale peuvent être schématisés ainsi (Sélaciens) : le bulbe olfactif constitue un premier relai dans lequel les fibres du nerf olfactif se terminent au niveau des glomérules formés par l'union de leur arborisation cylindraxile avec la ramification dendritique d'une cellule du bulbe (cellule mitrale). Les cellules mitrales envoient vers le cerveau leurs axones réunis en un *faisceau* ou *tractus olfactif*, voie de second ordre, qui se dirige dans le corps strié et dans l'aire olfactive. Les fibres qui vont au corps strié se croisent en partie dans une commissure tendue entre les deux corps striés, la *commissure antérieure*, et se terminent dans le corps épistrié formé par les cellules de la partie dorsale du ganglion basal situées autour du canal central ou ventricule médian. Les fibres destinées à l'aire olfactive s'arrêtent soit dans la partie craniale de cette dernière et dans l'épaississement de la lame terminale qui forment le *noyau olfactif médial*, soit vers sa partie latérale qui constitue le *noyau olfactif latéral*, dont la portion la plus caudale, accolée à la base du corps strié, s'appelle le *noyau amygdalien* ou du *tænia*. Les noyaux olfactifs médial et latéral constituent des centres secondaires ou des relais de second ordre, ils donnent naissance à divers faisceaux. Certains de ces derniers sont destinés à des noyaux moteurs du diencéphale, ce sont : 1° le *faisceau olfacto-hypothalamique médian* qui va du noyau médial aux lobes inférieurs; 2° le *faisceau olfacto-hypothalamique latéral* ou faisceau palléal de certains auteurs qui vient du noyau latéral et qui se termine dans les lobes inférieurs après s'être croisé avec celui du côté opposé; 3° le *faisceau olfacto-habénulaire* qui naît du noyau latéral et du noyau amygdalien pour se porter au ganglion habénulaire du côté opposé en formant la strie médullaire et la commissure habénulaire, dans laquelle il se croise avec celui de l'autre côté.

Un autre faisceau va du noyau olfactif médial à l'épistrié. Ce faisceau composé de deux parties (une dorsale qui se croise dans une commissure supérieure pour aller se terminer de l'autre côté, et une ventrale directe) peut être considéré comme reliant des stations olfactives secondaires à l'écorce cérébrale représentée par la partie du corps épistrié dans laquelle il se termine (*faisceau olfacto-cortical*). Le noyau de l'épistrié où il aboutit est, par rapport aux voies olfactives, dans la même situation que l'écorce olfactive des Vertébrés supérieurs et peut être appelé l'écorce olfactive ou *archipallium*. Les cellules de l'épistrié fournissent un faisceau vertical, le *faisceau cortico-médial*, qui va au corps strié, ce dernier est relié au thalamus par le puissant faisceau strio-thalamique dont il a déjà été question.

Aux fibres olfactives qui se terminent dans l'épistrié s'ajoutent des fibres venues de l'hypothalamus (*faisceau lobo-épistrié*) qui permettent peut-être de

combiner dans le ganglion basal les impressions gustatives avec les impressions olfactives. Le faisceau lobo-épistrié existe sans doute chez tous les Vertébrés où il est plus ou moins confondu avec le faisceau strio-thalamique.

Le télencéphale des Amphibiens se rapproche davantage de celui des Amniotes; il est formé comme ce dernier de deux moitiés latérales, les lobes latéraux ou hémisphères, séparés l'un de l'autre par une scissure sagittale bien développée. Cependant chez la Grenouille les deux bulbes olfactifs se soudent l'un à l'autre de sorte que la scissure sagittale est réduite à une boutonnière. La lame terminale est placée près du diencephale dont elle semble former la paroi craniale, le ventricule médian du télencéphale est très court et ne se distingue pas du troisième ventricule. A sa partie ventrale la lame terminale pré-

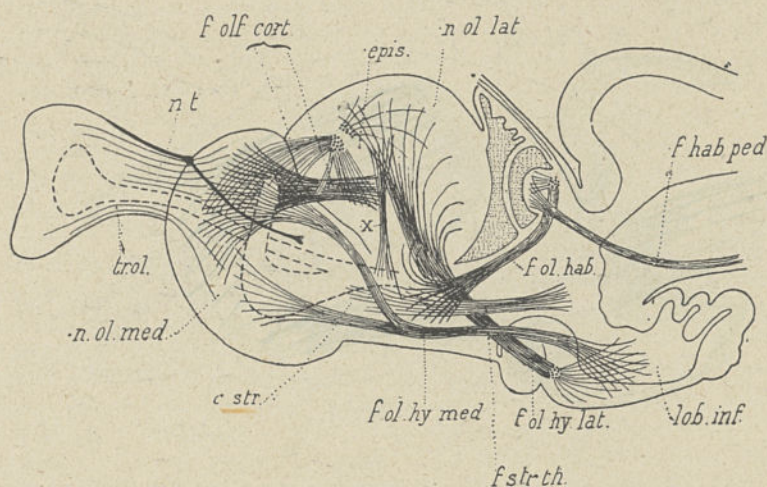


FIG. 193. — Diagramme montrant les faisceaux du prosencéphale d'un Sélacien, d'après JOHNSTON.

c. str., corps strié; — *epis.*, épistrié; — *f. olf. cort.*, fibres olfacto-corticales; — *f. ol. hy. lat.*, fibres olfacto-hypothalamiques latérales; — *f. ol. hy. méd.*, fibres olfacto-hypothalamiques médiales; — *f. ol. hab.*, fibres olfacto-habénulaires; — *f. hab. péd.*, fibres habéno-pédonculaires; — *f. str. th.*, fibres strio-thalamiques; — *n. ol. lat.*; *n. ol. méd.*, noyaux olfactifs latéral et médial; — *x.*, faisceau cortico-médial allant au corps strié; — *tr. ol.*, tractus olfactif.

sente un épaississement qui se sépare bientôt d'elle du côté dorsal, formant une lame transversale qui renferme deux commissures superposées (voy. fig. 194).

Les deux hémisphères sont ovoïdes, leur gros bout dirigé en arrière dépasse légèrement le diencephale qu'il cache en partie. Chaque hémisphère possède une base ou paroi ventrale qui porte le corps strié, une paroi latérale, une voûte et une paroi médiale qui regarde la scissure sagittale. Toutes ces parois renferment du tissu nerveux, la voûte elle-même, bien que peu épaisse, ne reste jamais épithéliale comme chez les Téléostéens. La portion de la paroi médiale située au-devant de la lame terminale et au-dessous du trou de Monro constitue le *septum* ou *corps précommissural*, qui fait partie de l'aire olfactive de même que la partie frontale de l'hémisphère, sa base et sa partie latérale. Le septum et l'extrémité frontale des hémisphères représentent le noyau olfactif médial, la base et la paroi latérale représentent le noyau latéral. La portion de la paroi

médiale située au-dessus du trou de Monro forme avec la voûte un territoire nerveux particulier distinct de l'aire olfactive, c'est l'écorce olfactive ou archipallium ou *hippocampe*. Elle se distingue en ce qu'elle reçoit des voies olfactives de troisième ordre et émet des fibres constituant une voie de quatrième ordre. Cette partie de la voûte semble dériver de l'épistrié, c'est-à-dire d'une partie du ganglion basal, dont les cellules auraient émigré dans le pallium jusqu'alors purement épithélial.

Les fibres venues du bulbe olfactif se distribuent les unes au noyau olfactif médial, c'est-à-dire à la partie frontale de l'hémisphère, à sa base et au septum, puis à un noyau situé en avant du chiasma optique, le noyau préoptique;

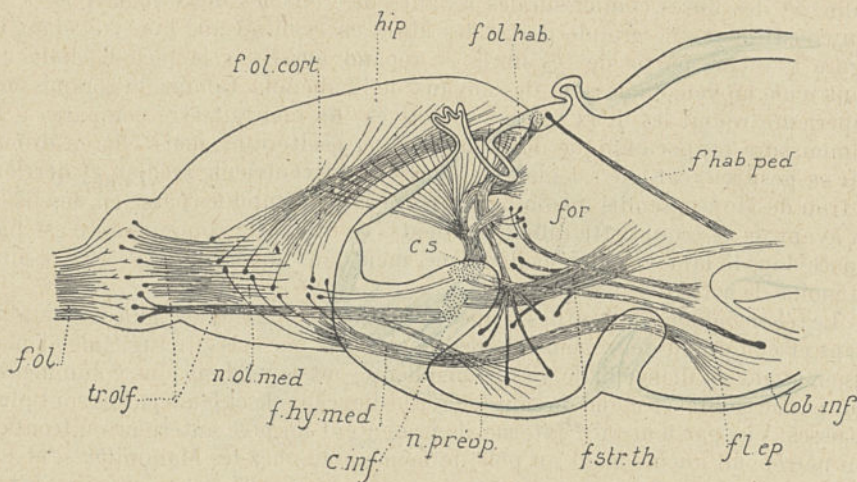


FIG. 194. — Diagramme montrant les faisceaux du prosencéphale d'un Urodèle (*Necturus*), d'après JOHNSTON.

c. inf., commissure inférieure; — *c. s.*, commissure supérieure; — *f. ol.*, fibres olfactives; — *tr. olf.*, tractus olfactif; — *f. l. ép.*, faisceau lobo-épistrié; — *f. hab. ped.*, faisceau habénopédunculaire; — *f. hy. méd.*, faisceau olfacto-hypothalamique médian; — *f. ol. cort.*, faisceau olfacto-cortical; — *f. ol. hab.*, faisceau olfacto-habénulaire; — *f. str. th.*, faisceau strio-thalamique; — *for.*, fornix; — *hip.*, hippocampe; — *lob. inf.*, lobe inférieur; — *n. ol. méd.*, noyau olfactif médial; — *n. préop.*, noyau préoptique.

les autres passent dans la commissure inférieure et se portent à la paroi latérale du côté opposé pour s'y terminer dans le noyau olfactif latéral.

Le noyau olfactif latéral envoie un tractus olfacto-hypothalamique latéral plus ou moins mélangé avec le faisceau strio-thalamique. Le noyau médial fournit un tractus olfacto-hypothalamique médian. De la partie caudale de la paroi latérale (noyau amygdalien), part un faisceau olfacto-habénulaire.

Tous ces faisceaux sont identiques à ceux des Poissons, mais il y a en outre des fibres corticales dont on a constaté la première apparition chez les Sélaciens et qui se compliquent ici beaucoup. Du septum partent des fibres qui se portent caudalement dans la partie dorsale de la paroi médiale et dans la voûte, c'est le tractus olfactorius septi, ou mieux olfacto-cortical qui, comme celui des Sélaciens, forme un faisceau olfactif de troisième ordre réservé au télencéphale.

L'écorce cérébrale du lobe dorso-caudal qui reçoit ces fibres de troisième ordre (olfacto-corticales), fournit à son tour des fibres qui se rendent dans l'hypothalamus et constituent un faisceau olfactif qui va devenir très important chez les Reptiles et chez les Mammifères, c'est le *fornix*. Il existe aussi chez les Amphibiens un faisceau lobo-épistrié.

La commissure inférieure répond à la commissure antérieure des Poissons et des autres Vertébrés, elle renferme principalement des fibres olfactives et des fibres du corps strié; la commissure supérieure est plus compliquée, elle contient : 1° des fibres strio-thalamiques; 2° des fibres olfacto-corticales qui partent du noyau olfactif médial et se rendent à l'écorce du côté opposé; 3° des fibres lobo-épistriées qui vont de l'hypothalamus à l'écorce de l'hémisphère opposé; enfin, 4° des fibres commissurales reliant entre eux les deux hémisphères et qui constituent une grande partie des fibres en éventail que l'on voit dans la figure 194. Une partie de ces fibres se répand aussi sur la face médiale du ventricule moyen, en dessous des noyaux de l'habénula. Comme la commissure supérieure réunit les deux écorces olfactives elle pourrait être comparée à la commissure hippocampique des Amniotes ou psaltérium, mais elle en diffère par sa position, car elle est placée en dessous du ventricule médian et derrière le trou de Monro, tandis que la commissure hippocampique passe en dessus et en avant de ce trou. Cette différence tient à ce que cette commissure n'est pas placée dans la lame terminale elle-même, mais dans une lame qui se sépare plus ou moins de cette dernière.

Le télencéphale des Reptiles rappelle d'une manière générale celui des Amphibiens et comprend deux hémisphères séparés par une scissure sagittale et placés en avant du diencéphale. Ces hémisphères sont cependant plus volumineux, leur partie caudale s'étend davantage sur le diencéphale et leurs parois sont plus épaisses. Vus par leur face externe, ils présentent un pôle antérieur ou frontal, qui ne répond aucunement au pôle de même nom chez les Mammifères, et un pôle temporal situé en arrière et sur les côtés. L'aire olfactive est représentée par leur extrémité frontale, par la partie ventrale de leur paroi latérale et par le septum ou corps précommissural. Leur base est formée par le corps strié, la voûte avec les portions adjacentes des parois latérales et médiales constituent l'archipallium ou hippocampe. Les voies olfactives sont les mêmes que chez les Amphibiens, mais le faisceau qui va du pôle dorso-caudal de l'hémisphère à l'hypothalamus (*fornix*) est beaucoup plus développé. De plus, quelques fibres venues de la même région et qui suivent d'abord le *fornix*, s'en séparent à un moment donné pour s'unir au tractus olfacto-habénulaire, formant un petit faisceau cortico-habénulaire.

Les deux commissures du télencéphale sont situées dans la lame terminale et par conséquent au-devant du trou de Monro. La supérieure donne passage aux fibres d'union entre les deux hippocampes (commissure hippocampique ou psaltérium). L'inférieure comprend des fibres du tractus olfactif, de l'aire olfactive à l'épistrié et du faisceau strio-thalamique, elle répond par conséquent à la commissure antérieure des Poissons. Il existe chez les Lézards une commissure aberrante qui unit les deux pôles dorso-caudaux des hémisphères en passant sur le ventricule dans le voile transverse.

Le télencéphale des Oiseaux dérive de celui des Reptiles et se rapproche en particulier beaucoup de celui des Tortues par l'énorme développement du corps strié (EDINGER). Contrairement à ce que l'on a observé dans les classes précédentes, son écorce n'est point en rapport avec l'appareil olfactif qui est peu

développé, mais avec les voies optiques qui, pour la première fois s'étendent jusqu'à elle (EDINGER).

Le télencéphale des Mammifères est caractérisé par son grand développement et par les rapports qu'il contracte avec le diencéphale. Ces deux vésicules, situées jusqu'ici l'une au-devant de l'autre, télescopent en quelque sorte l'une dans l'autre, si bien que le cerveau intermédiaire est entièrement caché entre les deux moitiés du cerveau antérieur. Le corps strié situé chez les Reptiles en avant de la lame terminale est repoussé presque tout entier derrière celle-ci, sur les côtés du diencéphale auquel il se soude. La portion temporale des hémisphères subit de grands changements, bien visibles sur les coupes sagittales du cerveau. Tandis que chez les Reptiles elle dépasse à peine le diencéphale, elle forme chez les Mammifères un puissant lobe temporal qui embrasse les côtés du cerveau intermédiaire et les pédoncules cérébraux. Le ventricule latéral se poursuit dans le lobe temporal sous la forme d'une corne courbée en bas et en

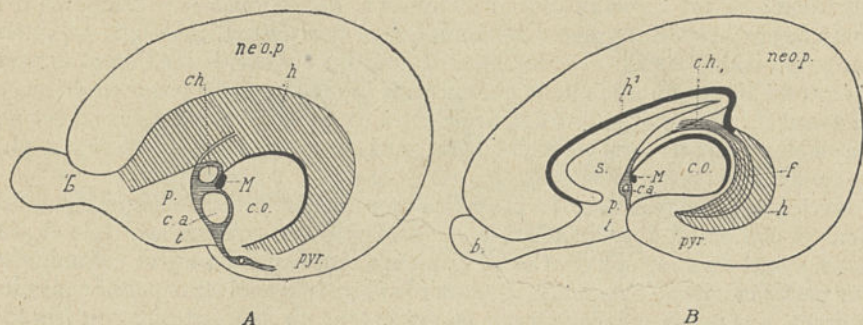


FIG. 195. — Schéma de la face médiale du cerveau d'un Monotreme (A) et d'un Placentaire (B), d'après JOHNSTON.

b., bulbe olfactif; — c. a., commissure antérieure; — c. o., couche optique; — c. h., commissure hippocampique; — h., hippocampe; — h¹, partie régressée de l'hippocampe; — f. fimbria; — M, trou de Monro; — neo. p., néopallium; — p., corps précommissural; — pyr., lobe piriforme; — s., septum lucidum; — t., tubercule olfactif.

avant. Il est accompagné par une partie du corps strié étirée en un long noyau arqué, le noyau caudé, représentant sans doute une partie de l'épistrié. Cet enveloppement du diencéphale par les hémisphères et la forte courbure à concavité craniale que décrit le ventricule latéral se retrouvent chez tous les Mammifères. Ils dépendent de la formation du néopallium, portion de l'écorce cérébrale réservée aux sens de la vue, de l'ouïe et du tact, ainsi qu'à des centres d'association. Le néopallium se développant dans la voûte des hémisphères repousse en bas et en dessous l'archipallium préexistant.

Dans les Monotremes le cerveau antérieur présente encore, par la disposition de ses commissures, des relations très nettes avec celui des Reptiles. Le bulbe olfactif et l'aire olfactive sont relativement petits, les parois dorsale et latérale des hémisphères n'appartiennent plus aux voies olfactives comme dans les Reptiles, mais au néopallium. L'écorce olfactive est limitée à une partie de la face médiale des hémisphères où elle a été repoussée par le développement du néopallium. Elle forme une bande continue, l'hippocampe ou corne d'Ammon limité dorsalement par un sillon, le sillon de l'hippocampe, qui s'étend du corps

précommissural vers l'extrémité du lobe temporal. L'hippocampe qui parcourt le bord interne de la face médiale des hémisphères est recourbé comme lui autour du diencephale. L'aire olfactive latérale a été repoussée latéralement et en dessous à l'extrémité du lobe temporal par le développement du néopallium; elle constitue le lobe piriforme séparé du néopallium par un sillon, le sillon rhinique. Le noyau olfactif médial forme le tubercule olfactif (tubérosité olfactive) et la partie ventrale du corps précommissural. L'hippocampe, dont l'étendue a été réduite par le développement du néopallium, compense cette réduction en s'enfonçant dans le ventricule latéral et en s'enroulant sur lui-même suivant le sillon de l'hippocampe. A la suite de cet enroulement, il se montre sur la face médiale de l'hémisphère sous la forme de deux zones concentriques, l'une dorsale (*fascia dentata*), l'autre ventrale (*fimbria*). La fimbria est composée de fibres longitudinales qui, arrivées à la lame terminale, se divisent en deux groupes, les unes devenant transversales se portent dans l'hippocampe de

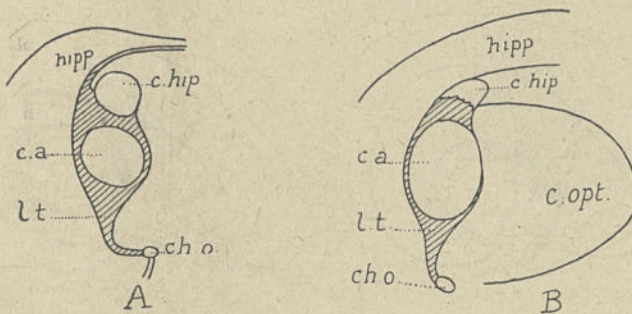


FIG. 196. — Les commissures du télencéphale d'un Monotrème et d'un Marsupial, vues sur une coupe sagittale du cerveau, d'après ELLIOT SMITH.

A, Monotrème (*Ornithorhynque*). — B, Marsupial (*Phascolarctos*).

c. a., commissure antérieure; — c. hip., commissure hippocampique (celle-ci commence à prendre la forme d'un V renversé en B); — ch. o., chiasma optique; — c. opt., couche optique; — hipp., hippocampe; — l. t., lame terminale.

l'autre côté et forment la commissure hippocampique ou psaltérium, tandis que les autres continuent leur chemin en avant et en bas, pour aller vers le corps mamillaire, ce sont les fibres cortico-mamillaires ou du fornix. La fimbria est peu développée chez les Monotrèmes et ne dépasse guère le psaltérium en arrière. Elle s'étend beaucoup plus chez les Mammifères supérieurs.

Dans la lame terminale se trouvent chez les Monotrèmes deux commissures comparables à celles des Reptiles. La supérieure est la commissure hippocampique. L'inférieure répond à la commissure antérieure, mais elle est beaucoup plus volumineuse que celle-ci, parce qu'elle renferme en plus des fibres commissurales entre les deux moitiés du néopallium. Chez les autres Mammifères la commissure du néopallium abandonnant la commissure antérieure se porte sur la commissure hippocampique et devient bientôt une commissure nouvelle, le *corps calleux*, qui s'accroît parallèlement au développement du néopallium, et l'emporte de beaucoup sur celles qui existaient déjà. Cette évolution peut être suivie sur les figures 196 et 197. Dans les Marsupiaux, à la place de la commissure hippocampique, on trouve sur les coupes sagittales une com-

missure en V renversé, dont la branche dorsale répond au corps calleux, la branche ventrale au psaltérium (fig. 196 B). Au fur et à mesure du développement du néopallium, cette double commissure en V s'allonge de plus en plus dans le sens caudal et son sommet est reporté fortement en arrière (fig. 197). On a finalement deux lames commissurales bien distinctes, le corps calleux et le psaltérium. Par cet allongement la lame terminale est étirée en arrière et s'étend dans la même proportion que le psaltérium qu'elle suit. La portion dorsale de l'aire précommissurale située en avant de cette lame est entraînée avec elle et forme un espace triangulaire compris entre le corps calleux et le psaltérium, le *septum*, très mince et transparent chez l'Homme où il est complètement isolé du reste de la face médiale des hémisphères par le développement de l'extrémité craniale (genou) du corps calleux qui se recourbe ventralement et s'étend jusqu'à la lame terminale.

Le corps calleux se développe entre le psaltérium et l'hippocampe que ses

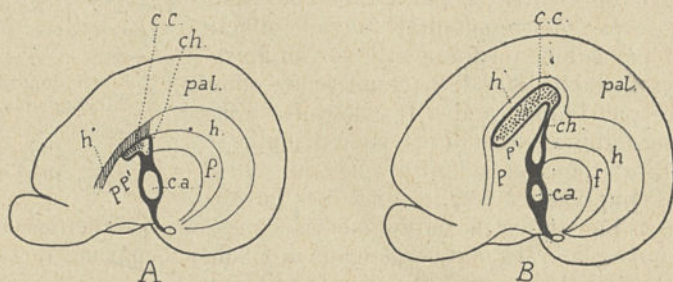


FIG. 197. — Schémas pour montrer la formation du corps calleux et de la commissure hippocampique chez les Eutheria (d'après ELLIOT SMITH).

A et B Deux stades successifs.

c. a., commissure antérieure; — c. c., corps calleux; — c. h., commissure hippocampique; — f., fimbria; — h., hippocampe; — h', portion régressée de l'hippocampe, marquée de hachures en A; — P. p', corps précommissural.

fibres traversent en partie. Il en résulte une atrophie de la portion de l'hippocampe située au-dessus du corps calleux et qui n'est bientôt plus représentée que par deux bandes minces, les stries de Lancisi.

En arrière du corps calleux l'hippocampe présente un grand développement. Le fascia dentata arrivé sur le bord postérieur du corps calleux se continue dans les stries de Lancisi; la fimbria qui le suit jusqu'au bord postérieur du corps calleux s'en écarte alors pour passer à la face ventrale de ce dernier. Une partie de ses fibres deviennent transversales et forment le psaltérium largement développé en une lame triangulaire qui réunit les deux hippocampes en passant au-dessus du diencephale, et constitue la voûte du trigone. Le trigone comprend deux piliers postérieurs, répondant aux fimbria, et un toit représenté par le psaltérium dont les deux côtés formés par la continuation de la fimbria se prolongent par les deux piliers antérieurs. Arrivés au-dessous de la commissure antérieure, ceux-ci s'accroissent sur un court trajet en un pilier d'apparence unique, pilier antérieur, qui ne tarde pas à se diviser à nouveau en deux faisceaux distincts allant isolément au corps mamillaire. Les fibres longitudinales qui forment les piliers du trigone constituent le fais-

ceau désigné sous le nom de fornix, et qui répond au même faisceau des Reptiles, bien que sa composition soit un peu plus complexe comme on le verra. Le fornix des Reptiles a une direction à peu près rectiligne, celui des Mammifères décrit autour du diencephale une courbe presque fermée, et sa direction permet de comprendre l'importance de l'accroissement dont la face médiale des hémisphères a été l'objet. La partie atrophiée de l'hippocampe (stries de Lancisi) est cependant reliée au fornix par des fibres qui lui arrivent en passant au-devant du genou du corps calleux ou en traversant le corps calleux et le septum (fibres perforantes). Toutes ces fibres constituent le *fornix longus*.

La constitution du cerveau olfactif des Mammifères est fondamentalement la même que chez les Vertébrés inférieurs. On peut y reconnaître (a) une aire olfactive représentée : 1° par le tubercule olfactif et le corps précommissural (noyau olfactif médial); 2° par le lobe piriforme et le noyau amygdalien (noyau olfactif latéral) et (b) une écorce olfactive formée par l'hippocampe. Il existe des voies olfactives secondaires allant directement du bulbe au fascia dentata et correspondant à celles qui relient le bulbe à l'épistrié chez les Poissons. Les noyaux secondaires de l'aire olfactive ont les mêmes connexions que chez les autres Vertébrés. Le noyau latéral s'unit au ganglion de l'habénula par un tractus olfacto-habénulaire (strie thalamique) et il envoie à l'hypothalamus un faisceau homologue au faisceau olfacto-hypothalamique latéral, le *tænia semi-circulaire*, qui naît de la portion postérieure de l'écorce latérale et arrive à l'hypothalamus en suivant le bord dorsal de la couche optique. Le noyau médial fournit aussi un faisceau hypothalamique représentant le faisceau hypothalamique médial des Poissons. Les connexions olfacto-corticales sont représentées en premier lieu par des fibres allant du tubercule olfactif à l'hippocampe à travers le corps précommissural et la fimbria, et qui rappellent le tractus olfacto-cortical des Sélagiacés, des Amphibiens et des Reptiles. De plus le noyau olfactif latéral est aussi relié à l'écorce par un gros faisceau placé au-devant du chiasma optique et qui se distribue à travers la fimbria à l'hippocampe. De l'écorce olfactive partent, comme chez les Reptiles, les fibres du fornix allant à l'hypothalamus, et des fibres olfacto-habénulaires qui abandonnent le fornix pour passer dans la strie médullaire et aller au ganglion de l'habénula. On voit donc que le fornix, et surtout sa partie postérieure la fimbria, ne renferme pas seulement des fibres efférentes comme chez les Reptiles, mais aussi des fibres afférentes venant des noyaux olfactifs secondaires. Cette complexité résulte des changements topographiques survenus, qui ont réuni en un faisceau distinct des fibres d'origines bien diverses. En dehors de ces connexions avec les noyaux olfactifs l'hippocampe est aussi relié au corps strié avec lequel il échange des fibres.

Toutes les fibres qui vont à l'écorce olfactive ou qui en partent sont des fibres de projection, c'est-à-dire projettent sur l'écorce ou emportent de celle-ci des excitations venues d'autres noyaux ou qui leur sont transmises. Les fibres de projection sont afférentes comme les fibres olfacto-corticales qui apportent à l'écorce les impressions recueillies dans les noyaux olfactifs secondaires, ou effé-

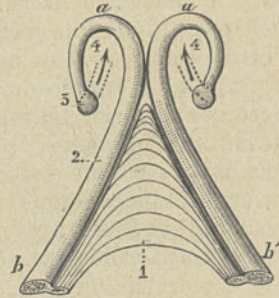


FIG. 198. — Schéma du tri-gone (d'après TESTUT).

- 1. Fibres transversales; —
- 2. Fibres longitudinales; —
- 3. Tubercule mamillaire; —
- 4. faisceau de Vicq d'Azyr; —
- a, a', piliers antérieurs; —
- b, b', piliers postérieurs.

rentes comme les fibres olfacto-hypothalamiques et olfacto-habénulaires qui vont par l'intermédiaire du fornix et de la strie médullaire au ganglion de l'habénula. Il y a en outre dans l'écorce olfactive, indépendamment des fibres commissurales du psaltérium, des fibres d'association. Parmi ces dernières, les unes courtes unissent entre elles les différentes parties de l'hippocampe, les autres longues rattachent l'écorce olfactive aux autres parties de l'écorce cérébrale (voir plus loin).

neopallium
L'archipallium ne forme chez les Mammifères qu'une très faible partie de l'écorce cérébrale. Tout le reste de cette écorce qui occupe la plus grande partie de la surface des hémisphères est réservée au néopallium. Les hémisphères cérébraux ont une forme très variable parmi les Mammifères et leur surface présente un aspect bien différent suivant qu'elle est lisse ou parcourue par des sillons plus ou moins profonds, entre lesquels l'écorce fait une légère saillie, produisant l'apparence connue sous le nom de circonvolutions. La formation des sillons et des circonvolutions permet une augmentation considérable de la surface cérébrale, aussi se trouve-t-elle portée à son maximum dans les espèces supérieures et chez l'Homme. Toutefois, la présence ou l'absence de circonvolutions est plutôt liée au développement propre de l'espèce ou à sa taille, qu'à sa place dans la classification. Des animaux très voisins par le reste de leur organisation peuvent être pourvus ou non de circonvolutions. L'Ornithorhynque en possède tandis qu'un autre Monotrème, l'Échidné en manque. Parmi les Primates un petit Singe (*Hapale*) a un cerveau tout à fait lisse tandis que les autres Primates ont des circonvolutions très développées. En général les espèces de très petite taille ont le cerveau lisse, ce qui est peut-être en rapport en partie avec ce fait que l'écorce cérébrale étant le lieu de projection de toutes les parties du corps, plus ces dernières seront grandes, plus leur aire de projection devra être étendue. La disposition des circonvolutions dans les différents ordres des Mammifères ne peut pas se ramener à de simples modifications d'un type unique et l'origine de ces différentes formes est sans doute polyphylétique (GEGENBAUR). On peut prendre une idée de la structure du néopallium par l'étude de sa disposition chez l'Homme.

Un grand nombre de recherches physiologiques ou cliniques et la méthode d'analyse instituée par FLECHSIG, d'après l'époque d'apparition de la myéline dans les différents faisceaux de l'écorce cérébrale, ont permis de déterminer les fonctions de cette écorce. Les fibres qui arrivent au néopallium des noyaux situés dans les autres vésicules cérébrales (fibres de projections afférentes), se terminent dans des régions limitées de l'écorce et de ces régions seulement partent les fibres motrices pour le cerveau et pour la moelle (fibres de projection efférentes). Ces aires limitées sensitivo-motrices sont au nombre de quatre, l'aire visuelle, l'aire auditive, l'aire olfactive et l'aire tactile. Cette dernière donne naissance à un très grand nombre de fibres motrices, elle fournit presque toutes les fibres de cette nature, tandis que celles venues des autres sphères sont peu nombreuses et peu connues. Pendant longtemps on n'a connu que les propriétés motrices de l'aire tactile, on sait maintenant qu'elle est aussi sensible, et que ses fibres sensibles se projettent sur l'aire même d'où partent les fibres motrices.

Chez l'Homme, les hémisphères présentent un lobe frontal, un lobe pariétal, un lobe occipital, et un lobe sphénoïdal ou temporal formé par la portion courbée en dessous de l'hémisphère. Les aires sensitivo-motrices ont chez lui la distribution suivante : l'aire tactile occupe sur la face externe de l'hémisphère deux circonvolutions placées de part et d'autre d'un sillon profond vertical, le sillon

de Rolando qui sépare le lobe frontal du lobe pariétal, et sur la face médiale de l'hémisphère le prolongement de ces circonvolutions ou lobule paracentral.

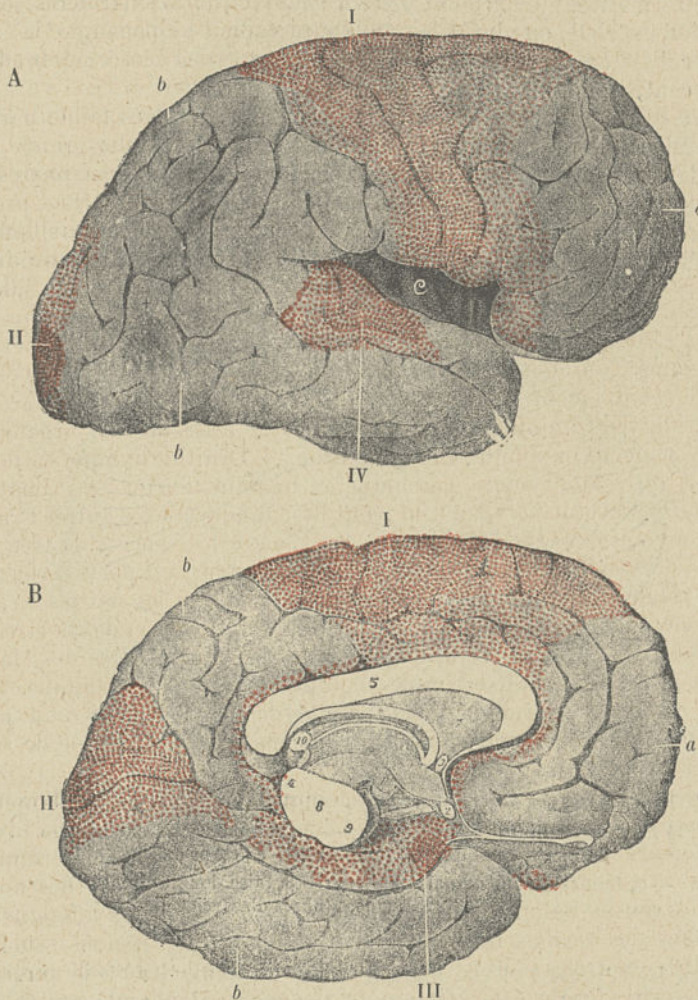


FIG. 199. — Les centres de projection et les centres d'association de l'écorce : A, vus sur la face externe de l'hémisphère droit; B, vus sur la face interne de l'hémisphère gauche. (Emprunté à TESTUT, d'après FLECHSIG.)

I, sphère tactile. — II, sphère visuelle. — III, sphère olfactive. — IV, sphère auditive.
a, centre d'association antérieur ou frontal; — b., centre postérieur ou temporo-pariétal; — c, centre moyen.

1. tubercule mamillaire; — 2, chiasma optique; — 3, commissure antérieure; — 4, tubercules quadrijumeaux antérieurs; — 5, corps calleux; — 6, trigone; — 7, septum; — 8 et 9, pédoncule cérébral; — 10, épiphyse.

L'aire visuelle siège à la fois sur la face externe et sur la face médiale du lobe occipital. Le centre acoustique est situé sur la face externe de l'hémisphère vers

la racine du lobe temporal, la sphère olfactive occupe comme on l'a vu une partie de la face médiale du lobe temporal et se confond avec l'archipallium. Les circonvolutions motrices coïncident avec l'aire tactile, mais chacune d'elles a une fonction spéciale, ou plutôt les centres moteurs de chaque partie du corps ont une localisation spéciale dans cette aire. Les membres inférieurs et le tronc ont leurs centres moteurs placés autour de la partie supérieure du sillon de Rolando et dans le lobule paracentral; les membres supérieurs ont les leurs immédiatement au-dessous, sur la face externe, et les parties de la tête (bouche, larynx) encore plus bas, au voisinage du pied des circonvolutions frontales.

Les aires sensitivo-motrices sont loin d'occuper toute l'étendue des hémisphères cérébraux et lorsqu'on les a limitées il reste encore entre elles de larges

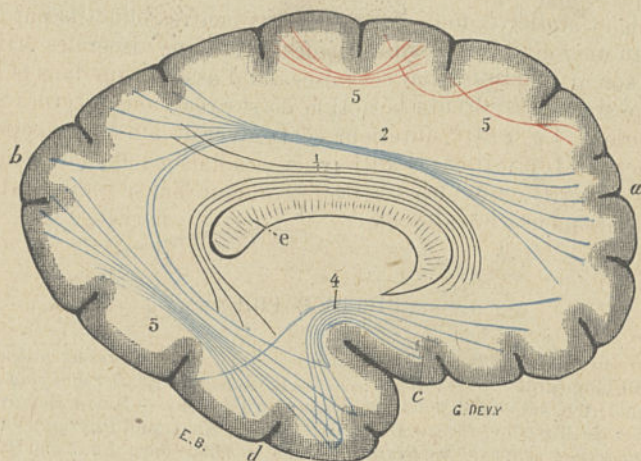


FIG. 200. — Schéma des fibres d'association, emprunté à TESTUT, d'après MEYNER.

a., extrémité frontale de l'hémisphère gauche; — b., son extrémité caudale; — c., scissure de Sylvius; — d., lobe temporal; — e., corps calleux.

1. Cingulum; — 2, faisceau longitudinal supérieur; — 3, fais. longitudinal inférieur; — 4, faisceau unciné; — 5, 5, fibres arquées (fibres d'association courtes).

espaces qui les séparent et qui forment près des deux tiers de la surface cérébrale, ce sont les centres d'association de FLECHSIG. Les centres d'association qui sont en relation à la fois entre eux et avec les aires sensitivo-motrices qui les avoisinent semblent destinés à conserver la mémoire des impressions recueillies par ces aires et à permettre la formation d'idées résultant du concours de plusieurs sens.

L'aire d'association frontale est située dans le lobe frontal en avant de l'aire tactile. La moyenne est située entre l'aire auditive et la partie ventrale de l'aire tactile, la postérieure est placée entre les aires tactile, visuelle et auditive. Ces aires d'association sont en rapport avec les aires sensitivo-motrices dont elles combinent les actions. En effet les cellules des aires sensitivo-motrices ne sont pas toutes reliées avec des fibres de projection, la plupart d'entre elles donnent naissance à des fibres d'association de longueurs diverses, les courtes se rendent à des circonvolutions voisines, les longues vont à des parties dis-

tantes de l'écorce. Ces fibres d'association paraissent relier les différentes aires sensitivo-motrices avec les centres d'association. Les plus longues forment les faisceaux suivants : 1° le faisceau longitudinal supérieur unissant le lobe occipital au lobe frontal ; 2° le faisceau longitudinal inférieur reliant le lobe temporal au lobe occipital ; 3° le cingulum reliant l'hippocampe avec les circonvolutions inférieures du lobe frontal ; 4° le faisceau unciné qui relie le lobe temporal à la partie inférieure du lobe frontal.

La fonction des trois aires d'association est déterminée en partie par leur situation et par leurs connexions. L'aire moyenne placée entre l'aire auditive et la partie de l'aire tactile qui reçoit les impressions des lèvres, de la langue, du larynx, est principalement un centre d'association pour le langage. Le centre postérieur situé entre les aires tactile, visuelle et auditive en reçoit des impressions concernant le monde extérieur ; c'est un centre dans lequel s'élaborent surtout les impressions objectives (JOHNSTON). Le centre antérieur est éloigné des aires visuelle et auditive, mais il est relié aux centres olfactifs par le cingulum et le faisceau unciné ; il est possible que les sensations viscérales arrivées à l'archipallium soient conduites par ces faisceaux d'association dans le lobe frontal où elles apportent à l'individu la notion de ses réactions internes vis-à-vis du monde extérieur. Le centre antérieur se trouverait ainsi en rapport avec les états subjectifs (JOHNSTON). D'autre part, ses liaisons avec les centres postérieurs, plus objectifs, en font le territoire commun où se réunissent et se combinent les phénomènes les plus élevés de l'activité nerveuse.

BIBLIOGRAPHIE

Centres nerveux. — LANNEGRACE. *Distribution des racines motrices dans les muscles des membres*. Travaux du Dr Lannegrace. Montpellier, 1896. — R. BURCKHARDT. *Der Bauplan des Wirbeltiergehirns*. Morphol. Arb. herausgeg. von G. Schwalbe, Bd IV, 1894. — SMITH ELLIOT. *The Relation of the Fornix to the Margin of the cerebral Cortex*. Journ. Anat. and Physiol., Vol. 32, 1897. — LE MÊME. *Further Observations on the Brain of the Monotremata*. Journ. Anat. and Physiol., Vol. 33, 1898. — FLECHSIG. *Gehirn und Seele*, Leipzig, 1896. — LE MÊME. *Ueber ein neues Eintheilungsprincip der Grosshirnoberfläche*. Neurolog. Centralbl., 1894. — A. SCHAPER. *Zur Morphologie des Kleinhirns*. Verhand. d. Anat. Gesellsch., XIII. Versammlg. Tübingen, 1899. — B. HALLER. *Vom Bau des Wirbeltiergehirns*, I. Teil. Salmo und Scyllium. Morphol. Jahrb., Bd XXVI, 1898. — LE MÊME. *Vom Bau des Wirbeltiergehirns*, II. T. Emys. Morph. Jahrb., Bd XXVIII, 1900. — LE MÊME. *Vom Bau des Wirbeltiergehirns*, III. T. Mus. nebst. Bemerkungen über das Hirn von Echidna. Morphol. Jahrb., Bd XXVIII, 1900. — J. B. JOHNSTON. *Das Gehirn und die Cranialnerven der Amnionier*. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Gesch., Bd XI, 1901. — L. BOLK. *Das Cerebellum der Säugetiere*. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Haarlem u. Iena, Fischer, 1906. — C. U. KAPPERS, ARIENS und W. F. THEUNISSEN. *Zur vergleichenden Anatomie des Vorderhirns des Vertebraten*. Anat. Anz., Bd 30, 1907. — K. BURCKHARDT. *Das Zentralnervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratenhirns*, etc. Nova Acta Acad. Leop., T. 73, 1907. — B. HALLER. *Die phyletische Entfaltung der Grobhirnrinde*. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickl., Bd. 71, 1907. — B. RAWITZ. *Das Zentralnervensystem der Cetaceen*. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw., Bd 73, 1909. — G. FAVARO. *Das Centralnervensystem der Cyclostomen*. Mit. Taf. Bronns Klassen u. Ordnungen. d. Tierreichs, Bd 6, 1909. — G. STERZI. *Le meningi spinali dei Pesci*. Monit. zool. italiano, Anno X, 1899. — LE MÊME. *Ricerche intorno alla anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi*, etc. Résumé in Arch. ital. de Biologie, T. 37, 1902. — LE MÊME. *Die Rückenmarkshüllen der schwanzlosen Amphibien*. Beitr. zur Phylogenie der Rückenmarkshüllen. Anat. Anz., Bd XVI, 1899. — LE MÊME. *Sviluppo delle meningi midollari dei Mammiferi e loro continuazione con le guaine dei nervi*. Arch. ital. di Anat. e di Embriol., Vol. 1, 1902. — J. B. JOHNSTON. *The Morphology of the Forebrain*, etc. Journ. of Comp. Neurology and Psych., Vol. 19, 1909.

Hypophyse. — B. HALLER. *Untersuch. über die Hypophyse und die Infundibular Organe*. Morpholog. Jahrb., Bd XXV, 1897. — J. S. KINGSLEY and F. W. THYING. *The Hypophysis*

in *Amblystoma*. Tufts College Studies, 1904. — P. E. LAUNOIS. *Recherches sur la glande hypophysaire de l'Homme*. Thèse Sciences, Paris, 1904. — R. STADERINI. *Sopra l'esistenza dei lobi laterali dell' ipofisi*, etc. Arch. ital. di Anat. e di Embryol., Vol. IV, 1905. — H. JORIS. *Le lobe postér. de la glande pituit.* Mém. couronné de l'Acad. R. de Méd. de Belgique, T. XIX, 1908. — LE MÊME. *Contribution à l'étude de l'hypophyse*. Mémoires couronnés de l'Acad. Roy. de Méd., T. XIX, 1907. — L. GENTÈS. *Recherches sur l'hypophyse et le sac vasculaire des Vertébrés*. Trav. des Labor. Soc. Scient. d'Arcachon, Stat. biol., Année 10, 1907. — LE MÊME. *Développement et évolution de l'hypencéphale et de l'hypophyse de Torpedo marmorata*. Tr. des Labor. Soc. Scient. d'Arcachon, St. biol., Année 11, 1908. — CH. SOYER. *Contribution à l'étude cytologique de l'Hypophyse humaine*. Comptes rendus de l'Assoc. des Anatomistes, 1909.

Appareil pinéal. — CH. JULIN. *De la signification morphol. de l'Épiphyse (glande pinéale) des Vertébrés*. Bull. Scient. du Nord, X^e année, Paris, 1887. — A. PEYTOUREAU. *La glande pinéale et le troisième œil des Vertébrés*. Paris, 1887. — E. BÉRANECK. *Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième œil des Vertébrés*. Anat. Anz., VII. Jahrg 1892. — LE MÊME. *L'individualité de l'œil pariétal*. Anat. Anz., VIII. Jahrg 1893. — A. PRENANT. *Sur l'œil pariétal accessoire*. Anat. Anz., Bd IX, 1893. — W. LOCY. *The Derivation of the Pineal Eye*. Anat. Anz., Bd IX, 1894. — E. GAUP. *Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis*. Ergebnisse der Anat. u. Entw. Gesch., Bd VII, 1897. — F. STUDNICKA. *Die Parietalorgane in Oepel's Lehrbuch der Vergl. Mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere*, T. 5. Iena, 1905.

ARTICLE III. — SYSTÈME NERVEUX PÉRIPHÉRIQUE

Le système nerveux périphérique comprend essentiellement les nerfs qui partent de la moelle ou de l'encéphale. Les premiers forment les nerfs rachidiens, les seconds les nerfs craniens. A ces deux sortes de nerfs se superposent des nerfs spéciaux affectés aux viscères et aux vaisseaux et qui forment le système nerveux sympathique.

1. — Nerfs rachidiens.

Les nerfs rachidiens ont la disposition la plus régulière. Ils sont groupés par paires métamériques. Chaque paire est formée de deux racines : une racine dorsale sensible, munie d'un renflement ovoïde, le ganglion spinal ; une racine ventrale motrice ne portant pas de ganglion.

Chez les Sélaciens, les Ganoïdes et les Dipneustes, les deux racines d'une même paire ne sont pas situées dans un même plan transversal, mais alternent, la racine dorsale étant plus caudale que la racine ventrale. A partir des Amphibiens les deux racines d'une même paire se trouvent dans un même plan transversal. Chez presque tous les Vertébrés la racine dorsale et la racine ventrale convergent l'une vers l'autre et s'unissent en un tronc unique, le nerf mixte, mais chez les Lamproies cette union ne s'opère pas et les deux racines restent séparées. Chez les Sélaciens les deux racines sortent du canal rachidien avant de se réunir, la ventrale traversant le cartilage arcual, la dorsale le cartilage intercalaire. La réunion des deux racines se fait en dehors du canal rachidien et le ganglion spinal est extra-vertébral. A partir des Amphibiens le ganglion spinal est toujours placé dans le canal rachidien ou dans les trous rachidiens compris entre deux vertèbres consécutives.

Le nerf mixte formé par la réunion des deux racines se divise bientôt en deux rameaux, un dorsal et un ventral qui continue le tronc initial. Le rameau dorsal est destiné aux muscles latéro-dorsaux et à la peau de la partie dorsale du tronc correspondant à ces muscles. Le rameau ventral innerve les muscles

latéro-ventraux, les muscles des membres qui s'y rattachent et la peau de la région correspondante. Comme chez la plupart des Vertébrés la région latéro-ventrale est plus développée que la région latéro-dorsale, le rameau ventral du nerf mixte est plus puissant que son rameau dorsal. Cette différence est portée à son maximum chez les Mammifères.

Avant sa subdivision en rameaux dorsal et ventral chaque nerf mixte émet un rameau dirigé vers la cavité viscérale, le rameau viscéral ou communicant qui met en relation les ganglions sympathiques avec les centres cérébro-spinaux.

Les paires spinales ou rachidiennes sont métamériques et homodynames;

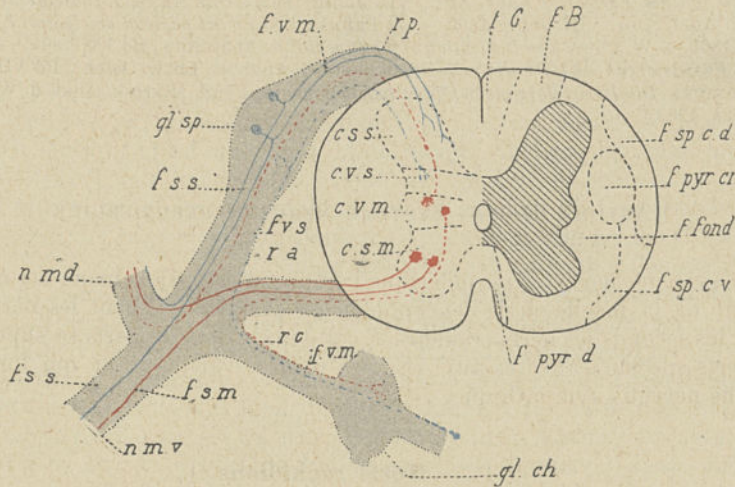


FIG. 201. — Schéma représentant la constitution de la moelle et d'un nerf rachidien.

c. s. m., colonne somatique motrice; — *c. s. s.*, colonne somatique sensible; — *c. v. m.*, colonne viscérale motrice; — *c. v. s.*, colonne viscérale sensible; — *f. B.*, faisceau de Burdach; — *f. G.*, faisceau de Gool; — *f. fond.*, faisceau fondamental du cordon antéro-latéral; — *f. pyr. cr.*, faisceau pyramidal croisé; — *f. pyr. d.*, faisceau pyramidal direct; — *f. s. m.*, fibre somatique motrice; — *f. s. s.*, fibre somatique sensible; — *f. sp. c. d.*, faisceau spino-cérébelleux dorsal; — *f. sp. c. v.*, faisceau spino-cérébelleux ventral; — *f. v. m.*, fibre viscérale motrice; — *f. v. s.*, fibre viscérale sensible; — *gl. ch.*, ganglion de la chaîne sympathique; — *gl. sp.*, ganglion spinal; — *n. m. d.*, nerf mixte, rameau dorsal; — *n. m. v.*, nerf mixte, rameau ventral; — *r. a.*, racine antérieure; — *r. c.*, rameau communicant; — *r. p.*, racine postérieure.

cela ne veut pas dire qu'elles soient rigoureusement égales, et de même que les métamères ont une valeur un peu différente suivant les régions, de même les paires spinales sont plus ou moins développées. Les plus caudales participent à la réduction des métamères de cette région (voy. p. 135) et quelques-unes même peuvent disparaître. Mais leur différence consiste principalement dans la quantité de chaque sorte de fibres qu'elles renferment. Typiquement chaque paire rachidienne est constituée : 1° par des fibres somatiques efférentes qui partent de la corne antérieure et vont aux muscles des myotomes; 2° par des fibres somatiques afférentes (sensibles) qui arrivent par la racine postérieure et vont aux cornes postérieures ou aux cordons postérieurs de la moelle; 3° par des fibres splanchniques afférentes qui passent dans la racine postérieure et enfin,

4° par des fibres splanchniques éfférentes qui sortent par l'une et par l'autre racine.

Or la proportion des différentes fibres est loin d'être la même dans toutes les paires spinales. Il y a par exemple plus de fibres splanchniques motrices dans les paires qui siègent vers les origines spinales du sympathique et conduisent dans ce système ses fibres spino-ganglionnaires. Au contraire les fibres splanchniques tant motrices que sensibles diminuent beaucoup de nombre dans la queue.

Typiquement chaque nerf mixte forme un demi-anneau nerveux indépendant, limité à son métamère, mais la régularité de cette distribution est troublée chez la plupart des Vertébrés par la formation de plexus. Seules les branches ventrales des nerfs mixtes forment des plexus, les branches dorsales restent toujours isolées. Les plexus se rencontrent au niveau du cou (plexus cervical), du membre antérieur (plexus brachial) et du membre postérieur (plexus lombo-sacré). Pour former un plexus les branches ventrales d'un certain nombre de paires nerveuses se bifurquent et unissent leurs bifurcations en des arcades d'où partent des troncs nerveux plus ou moins nombreux, qui ne rappellent ni par leur nombre ni par leur disposition les paires qui les ont formés. Dans les membres ces troncs se divisent en fourche et envoient une branche dorsale pour le côté dorsal du membre et une branche ventrale pour le côté opposé (L. BOLK). D'une manière générale, les branches ventrales sont des nerfs fléchisseurs, les branches dorsales des nerfs extenseurs.

Les plexus nerveux des Poissons sont très variés. Ils sont formés en général par un assez grand nombre de paires nerveuses réunies au voisinage de leur périphérie par un rameau longitudinal, le nerf collecteur. Ils ne peuvent être comparés directement à ceux des Tétrapodes; chez ces derniers, à partir des Amphibiens la disposition est partout essentiellement la même. D'habitude chez ceux d'entre eux dont les membres ont disparu les plexus correspondants disparaissent aussi (Gymnophiones), cependant on trouve encore chez les Serpents un plexus brachial formé par deux ou trois nerfs.

L'origine et le mode de formation des plexus dépendent de plusieurs causes, dont les principales sont le glissement en arrière des membres (GEGENBAUR) et leur composition métamérique. Pour GEGENBAUR, les membres dérivent d'arcs branchiaux qui se sont ensuite déplacés dans le sens caudal (voy. p. 249). En s'éloignant la ceinture du membre a entraîné avec elle le nerf qui s'y distribuait, des muscles nouveaux se sont formés pour le membre aux dépens de plusieurs métamères et les nerfs de ces derniers, suivant les muscles, sont entrés en rapport avec le premier nerf étiré qui forme le nerf collecteur.

La seconde cause de la formation des plexus réside dans la constitution métamérique des membres qui nécessite l'intervention, pour chacun d'eux, d'un certain nombre de paires nerveuses appartenant aux métamères qui l'ont formé. Les plexus permettent aux fibres venues des divers métamères de se réunir en un même nerf destiné à un muscle polymétamérique.

Outre les plexus dont on vient de parler et qui, placés près de l'origine des nerfs, pourraient être appelés plexus initiaux, il en existe d'autres à la périphérie, au voisinage de la terminaison des nerfs (plexus préterminaux) et qui se rencontrent aussi bien dans les membres que dans les régions du corps où les paires rachidiennes paraissent macroscopiquement indépendantes les unes des autres.

Distribution des paires spinales. — Il est intéressant de savoir comment les paires spinales se comportent vis-à-vis de la métamérie du corps et de

rechercher si elles restent aussi strictement métamériques que leur distribution à leur origine pourrait le laisser croire.

On a admis, page 265, que chaque paire spinale se distribue exclusivement aux muscles de son métamère. C'est en effet la donnée classique, mais des observations anatomiques récentes de BARDEEN (1904), il résulte que chez les animaux où la métamérie musculaire est conservée (Sélaciens, Urodèles), chaque nerf spinal situé dans le myosepte qui sépare deux segments donne des fibres sensibles à la peau de ces deux segments et des fibres motrices aux muscles des deux myomères qui s'insèrent sur ce myosepte. Chaque nerf peut donc innerver deux myomères et chaque fibre musculaire est commandée par deux nerfs spinaux. En d'autres termes, la distribution de chaque nerf spinal n'est pas métamérique, mais bimérique.

Mais ce n'est pas tout; les observations physiologiques et cliniques faites sur les animaux et sur l'Homme ont porté d'autres atteintes à la distribution métamérique des nerfs. Il faut, pour les faire connaître, examiner à part la distribution des racines sensibles et celle des racines motrices.

Racines sensibles. — Chaque racine sensible se distribue d'abord dans une zone correspondant à son métamère. Dans un animal ou dans un Homme placé à quatre pattes, le membre antérieur touchant le sol, le pouce tourné en avant, ces zones dessinent des tranches transversales consécutives. Au niveau des membres ces tranches se poursuivent de leur racine à leur extrémité, sous la forme de bandes parallèles, disposées les unes derrière les autres, du bord radial au bord cubital. La bande la plus radiale correspond au métamère le plus cranial et ainsi de suite. Dans le membre postérieur la distribution des racines sensibles est un peu plus irrégulière qu'au membre antérieur.

Une racine sensible ne se limite pas au métamère qui lui correspond mais s'étend aussi sur les deux métamères adjacents. Par conséquent, le territoire cutané d'un même métamère reçoit les terminaisons de trois racines sensibles (SHERRINGTON). Le passage des fibres d'un métamère à l'autre se fait au niveau des divers plexus. Les plexus préterminaux, très compliqués, sont formés par l'accolement de fibres venues de diverses sources, qui se rassemblent pour s'écarter à nouveau en s'entremêlant de mille manières, si bien que dans une même branche d'un plexus l'influx nerveux qui parcourt les différentes fibres a souvent, d'après l'origine de celles-ci, des directions tout à fait opposées. La distribution en plexus est caractéristique des fibres nerveuses; celles-ci semblent avoir horreur de cheminer seules pour arriver à leur terminaison, et suivent les voies les plus détournées — voire même des trajets récurrents — pour faire route avec leurs similaires.

L'existence de ces anastomoses périphériques était connue depuis longtemps dans certains territoires cutanés. ARLOING et TRIPIER ont montré en 1869 que la sensibilité d'une partie quelconque de la peau du doigt persiste tant que l'un des quatre nerfs collatéraux du doigt est conservé, preuve que ce nerf envoie des ramifications sur toute la surface digitale. Ils ont montré en outre qu'il existe entre ces nerfs des anastomoses périphériques, car, si après avoir coupé trois d'entre eux, on excite leurs bouts périphériques, ces derniers se montrent sensibles, preuve qu'ils contiennent des fibres venues du nerf laissé intact qui s'accrochent à eux suivant un trajet récurrent. Cet exemple n'est qu'un cas particulier de l'innervation multiple d'une même surface cutanée reconnue depuis par SHERRINGTON.

Racines motrices. — Originellement chaque racine motrice se distribue

à son myomère, ou à deux myomères consécutifs (BARDEEN), mais la plupart des muscles à partir des Amphibiens ne correspondent pas à un seul myomère et sont formés par la réunion de fibres provenant de deux ou de plusieurs myomères consécutifs (muscles polymères). L'innervation des muscles polymères montre que sur des organes définis comme l'est un muscle et qui semblent, lorsqu'on ne suit pas leur genèse, appartenir à un métamère unique, convergent les éléments nerveux de plusieurs segments, et que certains territoires musculaires comme les territoires cutanés ont une innervation polymétamérique. Les observations récentes de BRAUS (voy. p. 571) ont fait voir que ce parallélisme dans l'innervation motrice et l'innervation sensitive périphérique est très étroit et que les nerfs moteurs forment dans certains points des plexus comparables à ceux des nerfs sensibles, et renfermant comme ceux-ci des fibres appartenant à divers métamères.

Composition des racines. — La racine dorsale est composée en majeure partie de fibres somatiques sensibles dont le corps cellulaire est placé dans le ganglion spinal et représenté par les cellules de ce dernier. Ces cellules ovoïdes, ou sphériques, sont originellement des cellules bipolaires à grand axe placé dans le sens de la racine; lorsqu'elles sont bipolaires leur pôle périphérique reçoit un long prolongement centripète de nature cylindraxile qui forme la fibre sensible ou afférente et leur pôle central émet un autre prolongement cylindraxile, la fibre sensible radiculaire qui pénètre dans la moelle et se comporte comme on l'a vu plus haut. Cette forme bipolaire persiste toujours dans les cellules du ganglion rattaché à la huitième paire crânienne, mais d'habitude, par rapprochement des deux pôles et par accollement des deux fibres sur une certaine étendue de leur trajet au voisinage de la cellule, elle fait place à une forme unipolaire et la cellule est appendue perpendiculairement sur le trajet de la fibre sensible.

La racine dorsale renferme aussi des fibres splanchniques sensibles, plus nombreuses dans son bout périphérique (parce qu'un certain nombre d'entre elles se terminent par une arborisation libre autour du corps des cellules du ganglion spinal) moins nombreuses dans sa partie centrale qui renferme seulement quelques fibres splanchniques sensibles allant jusqu'à la moelle, enfin elle possède quelques fibres efférentes, splanchniques motrices (fibres radiculaires postérieures), venues des cellules de la corne latérale et qui se rendent au système sympathique par l'intermédiaire de la racine dorsale et du rameau communicant.

La racine ventrale contient en immense majorité des fibres efférentes somatiques motrices (fibres radiculaires antérieures) qui se rendent aux muscles des myotomes, des fibres splanchniques motrices pour le système sympathique et enfin, chez les Mammifères, quelques fibres sensibles qui, partant du nerf mixte, ne vont pas jusqu'à la moelle mais suivent la racine motrice pour se rendre dans le canal rachidien auquel elles se distribuent. Ces fibres donnent au bout périphérique de la racine motrice coupée une sensibilité dite récurrente (MAGENDIE).

Constitution des nerfs. — Les nerfs qui naissent de la confluence des deux racines renferment naturellement les mêmes éléments que celles-ci, mais ils contiennent en outre des fibres sympathiques qui leur viennent par le rameau communicant et qui sont en nombre variable suivant les régions. Ainsi tous les nerfs rachidiens sont essentiellement mixtes, renfermant les quatre ordres de

fibres indiquées plus haut, plus des fibres sympathiques. Ceux qui prennent leur origine dans des plexus ont une composition encore plus compliquée en ce sens que leurs fibres peuvent appartenir à des métamères distincts et multiples. Les nerfs sont donc des unités anatomiques par leur forme, leur trajet et leur distribution, mais ce ne sont pas des unités physiologiques, et pas même des unités morphologiques exactement comparables si on les envisage dans des groupes distincts, parce que leur composition métamérique peut être différente.

2. — Nerfs craniens

Les nerfs craniens des Vertébrés ont été distribués, d'après la disposition qu'ils offrent chez les Mammifères, en douze paires qui sont : I, nerf olfactif; II, nerf optique; III, nerf moteur oculaire commun; IV, nerf pathétique ou trochléaire; V, nerf trijumeau; VI, nerf moteur oculaire externe ou *abducens*; VII, nerf facial; VIII, nerf acoustique; IX, nerf glosso-pharyngien; X, nerf vague ou pneumogastrique; XI, nerf spinal ou accessoire; XII, nerf hypoglosse.

Au lieu de décrire chaque paire individuellement, il est préférable de les grouper ainsi qu'il est fait ci-après.

NERFS DU PROSENCEPHALE. — Ces nerfs comprennent avant tout la première et la seconde paire (nerf olfactif et nerf optique) qui ne sont pas des nerfs proprement dits, mais bien des faisceaux nerveux intercentraux, c'est-à-dire des faisceaux d'axones s'étendant d'un neurone périphérique à un neurone central; ces nerfs contrairement aux autres ne se branchent jamais et restent toujours uniques. Le nerf I appartient fonctionnellement au groupe des fibres viscérales afférentes ou splanchniques sensibles. Le deuxième fait partie des nerfs somatiques sensibles dont il constitue une subdivision spéciale. On peut aussi rapprocher de ces deux nerfs les nerfs de l'appareil épiphysaire dont il a été question plus haut, et qui sont également des faisceaux intercentraux. Enfin, il existe chez les Sélaciens et chez quelques autres Vertébrés inférieurs un nerf crânien qui naît sur le côté ventral de la lame terminale, le nerf *préoptique* (PINKUS). Ce nerf pourvu d'un ou de deux ganglions se porte entre les extrémités antérieures des deux hémisphères, croise le nerf olfactif et se termine par plusieurs rameaux dans la région latérale de la muqueuse olfactive du sac nasal. Il n'a pas de rapport avec le nerf olfactif et paraît constituer un nerf spécial très ancien comme les nerfs de l'appareil pinéal et qui a disparu dans la plupart des Vertébrés, WIEDERSHEIM l'appelle le nerf terminal. Contrairement aux autres nerfs du prosencéphale qui sont des conducteurs intercentraux, le nerf terminal est bien comparable aux nerfs vrais et appartient au groupe cutané ou somatique sensible.

NERFS MOTEURS DE L'ŒIL. — Ces nerfs sont au nombre de trois paires chez tous les Vertébrés sauf chez les Myxines où les yeux ont subi une grande réduction.

1^o Moteur oculaire commun, III^e paire. — Ce nerf naît près de la ligne médiane sur le plancher du mésencéphale (Vertébrés inférieurs), ou en avant du pont de Varole chez les Mammifères; il se porte dans l'orbite et innerve les muscles : droit supérieur, droit inférieur, droit interne et petit oblique. Il est exclusivement moteur.

2° *Nerf pathétique ou trochléaire, IV^e paire.* — Ce nerf naît d'un noyau voisin du précédent, mais ses fibres se dirigent dorsalement, et se croisent sur le milieu de la valvule du cercelet pour sortir du côté opposé. Le pathétique se rend dans l'orbite pour innerver le muscle grand oblique. Chez les Poissons et les Amphibiens il renferme aussi des fibres sensibles qui se répandent sur la conjonctive et dans la paroi de l'orbite. Le croisement de ce nerf est considéré par WIEDERSHEIM comme le résultat de la migration des yeux pinéaux auxquels il se rattachait primitivement, et qui étaient placés d'abord latéralement (voy. p. 385).

3° *Nerf moteur oculaire externe ou abducens, VI^e paire.* — Ce nerf naît sur le plancher de la moelle allongée, près de la ligne médiane, en arrière du trijumeau et en arrière du pont de Varole chez les Mammifères. Il innerve le muscle droit externe d'où son nom d'*abducens* et renferme aussi chez les Anamniotes quelques fibres sensibles.

TRIJUMEAU (V^e paire). — C'est un nerf très volumineux qui naît sur les côtés de la moelle allongée, à sa partie moyenne, et, chez les Mammifères, au milieu du pont de Varole. Il porte près de son origine un ganglion volumineux, le ganglion de Gasser, situé le plus souvent en dehors, plus rarement en dedans du crâne, et qui peut se partager en autant de ganglions qu'il y a de branches dans le trijumeau.

Chez les Ichthyopsidés le trijumeau se divise en deux rameaux : 1° la branche ophtalmique ; 2° la branche maxillo-mandibulaire. La branche ophtalmique peut se diviser elle-même en deux rameaux parallèles, voisins l'un de l'autre, et qui suivent tous deux le plafond de l'orbite ; l'un, plus dorsal (*branche ophtalmique superficielle du trijumeau*) innerve la peau en dessus et en avant de l'orbite, l'autre, *branche ophtalmique profonde de la V^e paire*, innerve la conjonctive et la peau du museau. Les deux rameaux ophtalmiques sont purement cutanés ou somatiques sensibles. La branche maxillo-mandibulaire se divise en : 1° une branche qui passe sous le plancher de l'orbite (*nerf maxillaire*), innerve la peau de la face ventrale du museau et est purement somatique sensible ; 2° une branche volumineuse (*nerf mandibulaire*) qui est mixte (somatique sensible et viscérale motrice) et se divise en un gros rameau sensible qui suit la mâchoire inférieure et innerve la peau de la région, et en un petit rameau viscéral moteur qui se détache du nerf mandibulaire et se distribue aux muscles masticateurs.

Chez les Amniotes le trijumeau se divise en trois branches : ophtalmique, maxillaire et mandibulaire qui naissent toutes trois du ganglion de Gasser. Ses fibres motrices naissent du cerveau par une racine spéciale (petite racine) qui vient se jeter, au delà du ganglion de Gasser, dans la branche mandibulaire avec laquelle elle se confond sur un court trajet pour ressortir plus loin sous le nom de nerf masticateur et aller innerver les muscles de la mastication. Après le départ de cette branche le nerf mandibulaire continue sa route et se divise en deux branches principales, l'une qui passe dans le canal dentaire innerve les dents, puis au sortir de la mandibule se distribue à la peau du menton et de la lèvre inférieure. L'autre, plus médiale, forme le nerf lingual qui ne prend toute son importance que chez les Mammifères, corrélativement au développement de la langue à laquelle il donne sa sensibilité générale.

A chacune des branches du trijumeau est annexé, chez les Mammifères, un petit ganglion sympathique, à savoir : le ganglion ciliaire pour la branche ophtal-

mique, le ganglion sphéno-palatin pour la branche maxillaire et le ganglion otique pour la branche mandibulaire. Au nerf lingual des Mammifères se rattache aussi un petit ganglion sympathique, le sous-maxillaire.

NERF FACIAL. — Le nerf facial des Ichthyopsidés a eu pendant longtemps une description très confuse parce qu'on lui réunissait des rameaux nerveux qui n'ont rien de commun avec lui et s'unissent superficiellement et en partie seulement avec certaines de ses branches. Ces éléments confondus avec le facial sont les branches céphaliques du nerf latéral dont on parlera plus loin. Le facial proprement dit est un nerf mixte viscéral sensible et viscéral moteur, construit sur le même type fondamental que les IX^e et X^e paires qui le suivent, et affecté comme elles à l'appareil branchial, en particulier à la première fente viscérale

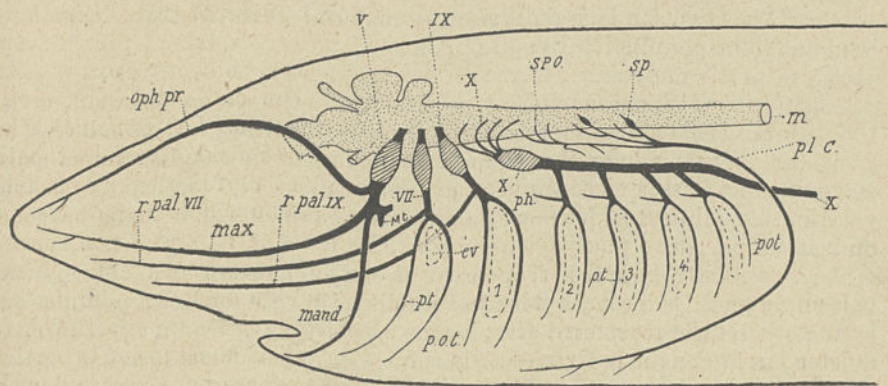


FIG. 202. — Principaux nerfs crâniens des Poissons (schématique).

év., évent; — mand., rameau mandibulaire de V; — max., rameau maxillaire de V; — m. t., rameau masticateur; — m., moelle; — oph. pr., rameau ophtalmique profond de V; — ph., rameau pharyngien de chaque nerf branchial; — p. o. t., rameau post-trématique; — p. t., rameau pré-trématique; — pl. c., plexus cervico-brachial; — r. pal. VII, rameau palatin de VII; — r. pal. IX, rameau palatin de IX; — sp., nerfs spinaux; — sp. o., nerfs spino-occipitaux; — V à X, les paires crâniennes correspondantes; — 1 à 4, fentes branchiales vraies.

ou évent. Comme IX et X il fournit des branches pré-trématiques sensibles situées en avant de la fente viscérale à laquelle il appartient et une branche post-trématique mixte (sensible et motrice) située en arrière de cette fente. Les rameaux pré-trématiques sont représentés : 1^o par un *rameau palatin* qui suit la voûte buccale, homodyname au rameau pharyngien des paires suivantes, et 2^o par un rameau destiné à la muqueuse du plancher de la bouche et à la langue, la *corde du tympan*. Ces deux rameaux sont viscéraux sensibles et se rendent aux bourgeons du goût qui garnissent la muqueuse buccale. Chez les Sélagiens la corde du tympan est pré-trématique, mais à partir des Amphibiens elle s'accroche à la portion post-trématique du nerf et traverse ensuite la caisse du tympan pour arriver à rejoindre le nerf lingual.

La portion post-trématique de la VII^e paire (rameau hyomandibulaire) est principalement motrice et se distribue aux muscles hyoïdiens. Elle renferme cependant des fibres viscérales sensibles pour la muqueuse qui recouvre l'arc hyoïdien.

La portion sensible du facial innerve les bourgeons du goût qui se trouvent dans la muqueuse du palais et de la bouche, elle innerve aussi par des filets confondus avec les branches du nerf latéral ceux qui sont placés à la surface de la tête. Mais en outre, chez certains Poissons, elle forme une branche nouvelle très importante qui se distribue à tous les bourgeons du goût situés sur les parois latérales du corps et sur les nageoires. Cette branche se dirige caudalement sous la peau de la région dorsale, formant le nerf latéral accessoire ou nerf de Weber. Ce nerf, qui reçoit des fibres des IX^e et X^e paires et établit ainsi une anastomose entre VII et X, s'étend jusqu'à la queue en arrière et émet des branches transversales métamériques qui se rendent aux bourgeons du goût placés ventralement. Ce nerf n'a rien à faire avec le nerf latéral proprement dit et sa terminaison intra-bulbaire se fait dans le lobe du vague et non dans le lobe latéral.

Chez les Amniotes le facial présente un développement très différent de celui qu'il offre chez les Ichthyopsidés. Sa portion sensible, très réduite par rapport à sa partie musculaire, forme un petit nerf placé en avant de sa portion principale et qui a reçu le nom de nerf intermédiaire ou de Wrisberg, sur le trajet duquel se trouve le ganglion de la VII^e paire, *ganglion géniculé*. L'intermédiaire de Wrisberg donne deux branches : 1^o les nerfs grand et petit pétreux superficiels qui se dirigent cranialement et représentent la branche palatine des Ichthyopsidés — ces deux nerfs pétreux après avoir reçu chacun un rameau du glosso-pharyngien qui forme les nerfs pétreux profonds, se dirigent : le premier (grand nerf pétreux superficiel) vers le ganglion sphéno-palatin auquel il s'accôle, après quoi il se continue au delà de ce dernier par les nerfs palatins proprement dits ; le second, petit nerf pétreux superficiel, va se jeter dans le ganglion otique — ; 2^o la corde du tympan qui s'accôle à la portion principale du facial sur un certain trajet, puis s'en sépare pour passer dans la caisse du tympan et aller se jeter sur le nerf lingual. La corde du tympan va innerver les bourgeons du goût placés à la partie antérieure de la langue. Elle renferme également, ainsi que les nerfs pétreux superficiels, de nombreuses fibres sympathiques.

La portion principale du facial innerve les muscles de l'arc hyoïdien et, chez les Mammifères, les muscles mimiques qui dérivent de cet arc. Elle prend, chez ces animaux, un développement considérable en rapport avec celui de ces muscles et forme de nombreuses branches qui se répandent sur toute la surface du visage. Arrivées vers leurs extrémités, ces branches s'unissent le plus souvent en plexus avec celles du trijumeau.

ACOUSTICO-LATÉRAL (VIII^e paire). — On peut réunir ces deux nerfs dont le second n'a jamais été compté comme une paire distincte ; cette réunion est justifiée par le fait que tous les deux sont des nerfs très spéciaux, appartenant à la division somatique sensible du système nerveux et formant dans cette division un groupe spécial affecté à la perception de vibrations. D'ailleurs, d'autres rapprochements les unissent, et en particulier ce fait que la distribution du nerf latéral dans le rhombencéphale est la même que celle de la branche vestibulaire de l'acoustique, c'est-à-dire que ces deux nerfs ont des voies intrabulbaires aboutissant aux mêmes centres et déterminant des réactions analogues.

1^o *Nerf latéral*. — Ce nerf, destiné exclusivement aux organes de la ligne latérale, existe seulement chez les Ichthyopsidés qui mènent une vie aquatique. Il est représenté par diverses branches qui naissent sur le rhombencéphale au voi-

sinage des V^e, VII^e et X^e paires et sont munies de ganglions se confondant plus ou moins avec ceux de ces dernières. On peut lui décrire des branches pré-auriculaires et des branches post-auriculaires.

Les premières, qui se confondent plus ou moins dans leur distribution avec les rameaux de la cinquième paire et dont les ganglions sont fréquemment unis avec celui du facial, ont souvent été décrites comme faisant partie de ce dernier. Elles sont au nombre de trois : 1^o le *rameau ophtalmique superficiel* qui s'unit chez certains Poissons au rameau ophtalmique profond du trijumeau et innerve les organes de la ligne latérale situés au-dessus de l'orbite ; 2^o le *rameau buccal* qui est plus ou moins voisin du rameau maxillaire du trijumeau et innerve la ligne des organes latéraux placée en dessous de l'orbite ; 3^o la *branche mandibulaire externe* qui suit la mandibule, se distribue aux organes latéraux

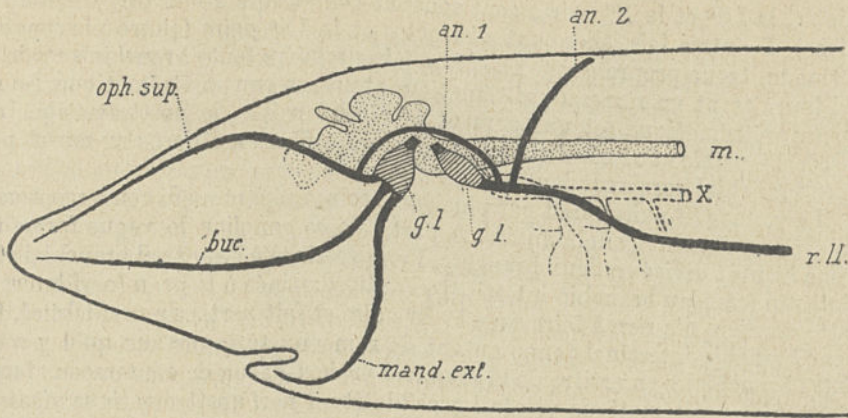


FIG. 203. — Le nerf latéral chez les Poissons (schématique).

an. 1, anastomose entre la partie céphalique et la partie postérieure du nerf latéral ; — an. 2, anastomose transversale entre les nerfs latéraux droit et gauche ; — buc., rameau buccal du nerf latéral ; — g. l., ganglion du nerf latéral ; — mand. ex., rameau mandibulaire externe du nerf latéral ; — m., moelle ; — oph. sup., rameau ophtalmique superficiel du nerf latéral ; — r. ll., rameau suivant la ligne latérale ; — X, la dixième paire en pointillés, pour montrer sa fusion partielle avec le nerf latéral.

de cette dernière et à ceux qui sont situés au voisinage de l'évent ou sur l'opercule. Ces trois branches du nerf latéral sont souvent entièrement confondues avec les branches correspondantes du trijumeau dont on ne peut les distinguer par la seule dissection. Elles ne se rencontrent que chez les Ichthyopsidés vivant dans l'eau, et disparaissent déjà lors de la métamorphose des Amphibiens terrestres.

La partie post-auriculaire du nerf latéral est représentée par un gros rameau pourvu d'un ganglion et qui s'accroche au vague sur une partie de son trajet, puis s'en sépare pour former un long nerf souvent appelé la *branche latérale du vague*, qui s'étend jusque vers la queue. Ce nerf reçoit une anastomose de la portion préauriculaire du même côté, et s'unit à celui du côté opposé par une anastomose transversale placée dans la région occipitale. Le nerf latéral du tronc peut se diviser en plusieurs rameaux, deux superficiels qui suivent la peau des flancs et le troisième, profond, accolé à la colonne vertébrale. Il ne faut pas

oublier qu'à côté du nerf latéral se trouve chez certains Poissons un autre nerf cutané qui se rattache au facial.

2^o *Nerf acoustique*. — Le nerf acoustique ou VIII^e paire naît sur les côtés de la moelle allongée et présente un gros ganglion confondu au début du développement avec celui du facial. Il se distribue à l'oreille interne et, comme chez les Poissons celle-ci est réduite au vestibule, le nerf de la VIII^e paire est chez eux simple. Chez les autres Vertébrés qui possèdent un limaçon plus ou moins développé ou un organe équivalent, les nerfs qui s'y distribuent forment une branche distincte de la VIII^e paire, le nerf cochléaire.

GROUPE DU VAGUE. — Ce groupe comprend la IX^e, la X^e et la XI^e paires; il est formé principalement de fibres splanchniques tant motrices que sensibles et ne contient que très peu de fibres cutanées somatiques sensibles. Chez les Anamniotes, la IX^e et la X^e paires sont souvent confondues à leur origine (Amphibiens). D'autres fois, elles sont distinctes et la IX^e paire (glosso-pharyngien) forme un tronc propre qui se distribue à la première fente branchiale vraie en lui fournissant un rameau prétrématique et un rameau posttrématique. Le rameau prétrématique est uniquement viscéral sensible, le posttrématique est viscéral sensible et viscéral moteur; il donne ses fibres motrices aux muscles de l'arc branchial correspondant.

Le vague (X^e paire), naît par plusieurs racines séparées qui convergent vers un gros renflement ganglionnaire. A partir de ce ganglion le vague forme un tronc bientôt divisé en deux branches, l'une destinée à l'appareil branchial et à l'intestin (rameau branchio-intestinal), l'autre destinée à la peau (nerf latéral). Cette dernière n'a rien à faire avec la X^e paire et fait partie du nerf latéral. Le tronc branchio-intestinal donne autant de rameaux transversaux qu'il y a de fentes branchiales en arrière de la première vraie. Chacun de ces rameaux fournit un filet prétrématique viscéral sensible et un nerf posttrématique viscéral sensible et viscéral moteur. Le nombre de ces nerfs coïncide avec celui des fentes branchiales et par conséquent varie comme ces dernières. Il peut s'élever chez les Bdellostomes jusqu'au nombre de quatorze. En arrière de l'appareil branchial le vague se continue sous la forme d'un gros nerf (*nerf intestinal*) qui se poursuit le long de l'estomac et de l'intestin sur une grande longueur. Chez certains Poissons même, les Myxines, il s'étend jusqu'à l'anus. Le rameau intestinal du vague paraît d'autant plus développé que le système sympathique l'est moins. Sur son trajet il fournit des nerfs au cœur, à la vessie natatoire et au tube digestif. La X^e paire renferme quelques fibres somatiques sensibles qui répondent au rameau auriculaire du vague des Mammifères.

La XI^e paire n'existe pas à l'état distinct chez les Anamniotes, elle est représentée par la racine la plus caudale de la X^e paire, qui après s'être jetée dans le tronc du vague, fournit une branche de ce dernier destinée au muscle trapèze.

Chez les Amniotes le groupe du vague subit de grandes modifications par suite de la disparition de la respiration branchiale. La IX^e paire est toujours distincte et forme un gros nerf pourvu d'un ganglion. Ce nerf envoie des branches craniales, le grand et le petit nerfs pétreux profonds qui s'unissent aux nerfs pétreux superficiels correspondants venus du facial et qui se portent respectivement au ganglion sphéno-palatin et au ganglion otique. Sa branche principale se distribue à la muqueuse du pharynx en arrière du voile du palais, à quelques muscles de cette région et à la langue. Toutefois son rameau lingual n'est bien

développé que chez les Mammifères où il est chargé de la sensibilité gustative de la base de la langue.

La X^e paire (nerf vague) perd son rameau latéral et la plupart de ses rameaux branchiaux représentés seulement par les nerfs laryngés supérieur et inférieur; ces deux derniers nerfs sont mixtes et se distribuent tant à la muqueuse qu'aux muscles du larynx. Toutefois le rameau laryngé inférieur est plus exclusivement moteur et innerve tous les muscles du larynx (*nerf vocal*). Les fibres motrices de ces nerfs sont fournies au vague par la XI^e paire. Le rameau intes-

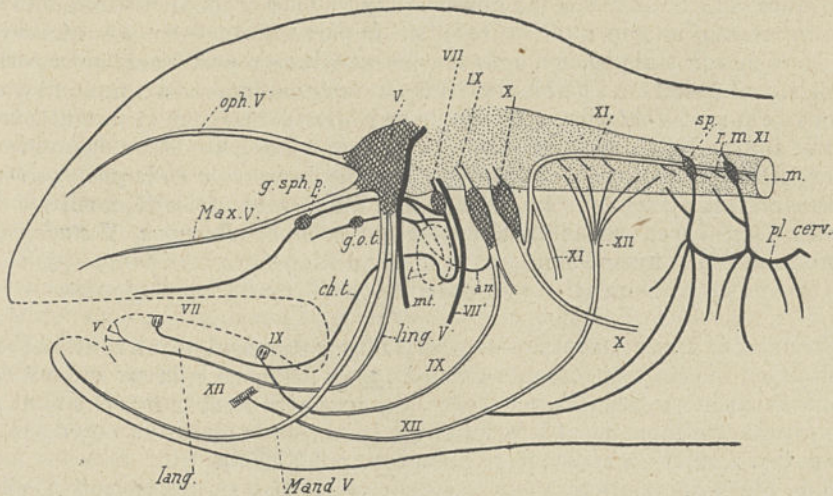


FIG. 204. — Principaux nerfs crâniens d'un Mammifère (schématique).

- V, ganglion de Gasser (cinquième paire) avec à droite, en noir, petite racine du trijumeau; — VII, septième paire composée à gauche du nerf intermédiaire avec le ganglion géniculé, et du facial moteur VII'; — IX, glosso-pharyngien (neuvième paire); — X, vague (dixième paire); — XI, spinal (onzième paire); — XII, hypoglosse (douzième paire).
- a. IX, anastomose du glosso-pharyngien avec les branches de l'intermédiaire; — ch. t., corde du tympan; — g. ot., ganglion otique; — g. sph. p., ganglion sphéno-palatin; — lang., langue; — ling. V, lingual (cinquième paire); — mand. V, branche mandibulaire de la cinquième paire (la division entre-cette branche et la précédente remonte un peu trop haut dans la figure); — Max. V, sa branche maxillaire; — mt., branche masticatrice du trijumeau; — m., moelle; — oph. V, branche ophtalmique de V; — pl. cerv., plexus cervical; — r. m. XI, racines médullaires de XI; — sp., première paire spinale; — t., tympan. Dans la langue, VII et IX se terminent dans des bourgeons du goût.

tinal très puissant fournit des branches cardiaques, pulmonaires et intestinales, et se perd dans les ganglions sympathiques du plexus solaire, le tronc du pneumogastrique droit venant se terminer dans une des cornes du ganglion semi-lunaire dont l'autre corne reçoit le grand nerf splanchnique, branche du sympathique. Le rameau intestinal du vague appartient au système viscéral dont il constitue principalement une voie afférente ou sensible se dirigeant directement vers le bulbe. Le pneumogastrique renferme en outre des fibres pour la sensibilité cutanée qui forment le petit rameau auriculaire.

La XI^e paire est représentée chez les Amniotes, en plus de ses racines bulbaires répondant à la plus caudale des racines du vague des Anamniotes, par

des racines médullaires qui naissent de la moelle cervicale et se réunissent avec sa racine bulbaire pour former un tronc, le nerf spinal ou accessoire. Le tronc spinal se jette dans le vague et reste confondu avec ce nerf chez les Sauropsidés, tandis que chez les Mammifères il se divise en deux branches, l'une interne qui se porte sur le vague et disparaît dans ce dernier, l'autre externe, qui reste libre et qui va innerver les muscles trapèze et sterno-cléido-mastoïdien. Les racines médullaires du spinal ne dépassent pas chez les Sauropsidés la troisième paire cervicale; chez les Mammifères elles s'étendent jusqu'à la septième paire. Mais le mode d'origine de ces racines médullaires diffère chez les Mammifères et chez les Sauropsidés (LUBOSCH). Chez les Sauropsidés les racines médullaires partent d'un noyau cellulaire situé à la partie postérieure de la région latérale de la corne antérieure, puis traversent la corne postérieure pour sortir dorsalement à elle. Chez les Mammifères au contraire, ces racines naissent d'un noyau de la partie antérieure et latérale de la corne antérieure et sortent à travers le cordon latéral, ventralement à la corne dorsale. Ces deux dispositions divergentes dérivent sans doute d'une forme pro-amniote de laquelle se sont différenciés en deux séries les Sauropsidés d'une part et les Mammifères de l'autre. Dans les membres inférieurs de ces groupes (*Dasypus*, *Testudo*), on trouve encore des ressemblances dans la disposition de ce nerf, tandis que chez les Oiseaux et les Mammifères on observe les différences sus-indiquées.

GROUPE DE L'HYPGLOSSE. — Ces nerfs n'appartiennent pas en réalité à l'encéphale, ce ne sont pas des nerfs craniens, mais des nerfs spinaux qui ont été secondairement englobés dans le crâne. On a vu plus haut la manière dont se produit cet englobement et le nombre des paires successivement captées chez divers types, nous n'y reviendrons pas (voy. p. 206-209).

Les paires spinales englobées dans le crâne subissent une réduction, elles perdent généralement leur racine dorsale qui ne se montre que passagèrement à l'état de traces chez l'embryon et sont réduites à leur racine ventrale. A cause de cela on les a souvent considérées, chez les Sélaciens, comme des racines ventrales du vague. Cette réduction se poursuit même sur la première paire cervicale libre chez l'Homme, qui manque de racine sensible.

Les nerfs craniens spino-occipitaux arrivés en dehors du crâne s'unissent aux premiers nerfs spinaux libres pour former un plexus cervico-brachial qui, chez les Sélaciens, s'étend sur les muscles métamériques antérieurs du tronc et sur les muscles épi- et hypobranchiaux. La partie caudale des muscles hypobranchiaux est innervée par des nerfs différents, par exemple par le dernier nerf occipital (*Dipneustes*, *Esturgeon*), ou par le deuxième nerf cervical chez la plupart des Mammifères. Ce sont là des cas de parhomologie (voy. p. 265). Les muscles épibranchiaux régressent déjà chez les Sélaciens et disparaissent, chez les Téléostomes, les *Dipneustes*, les Amphibiens et les Amniotes. Les branches du plexus cervical se différencient de telle manière que les antérieures se limitent de plus en plus à l'innervation de la musculature hypobranchiale, ce qui conduit finalement à l'hypoglosse des Amniotes. L'hypoglosse des Sauropsidés ne coïncide pas encore complètement avec celui des Mammifères, car il innerve encore des muscles du tronc, tandis que ce dernier est exclusivement limité à la langue. On peut suivre ainsi la différenciation de l'hypoglosse à partir du plexus cervico-brachial des Sélaciens, mais il n'y a pas d'homologie complète, car l'hypoglosse provient de nerfs occipito-spinaux qui, chez les Sélaciens, sont encore des nerfs spinaux libres, et même lorsque ceux-ci se sont joints

au crâne, on ne peut pas encore les désigner comme l'hypoglosse, mais ils en contiennent les éléments, et dans le cours du développement en cessant de participer à l'innervation de la musculature du tronc ils deviennent l'hypoglosse des Mammifères.

On a cherché si les paires des nerfs craniens étaient homologues aux paires rachidiennes. Certains nerfs craniens (nerfs moteurs des yeux et hypoglosse) sont en effet comparables, par leur origine sur le plancher de l'encéphale et par leur distribution, à des racines ventrales, tandis que d'autres paires, pourvues d'un ganglion comparable à un ganglion spinal, ressemblent aux racines dorsales, mais en diffèrent cependant parce qu'elles renferment, à côté de fibres sensibles, des fibres motrices. La portée de cette exception fut diminuée lorsque VAN WIJHE fit remarquer que les fibres motrices de ces nerfs craniens ne correspondaient point aux racines ventrales de la moelle car elles se distribuaient exclusivement aux muscles viscéraux. On pouvait donc les considérer comme quelque chose de surajouté, n'empêchant pas de retrouver dans la tête des paires nerveuses métamériques comprenant des racines motrices ventrales et des racines sensibles dorsales, et VAN WIJHE dressa un tableau dans lequel les différentes paires craniennes, ou leurs rameaux, étaient réparties dans les neuf métamères constituant pour lui la tête. Ces paires craniennes ne différaient des rachidiennes, en dehors de la présence des fibres branchiales motrices, que par l'absence de racines ventrales pour certaines d'entre elles, et surtout par l'absence du tronc mixte formé par la réunion des deux racines qui n'a jamais lieu. La distribution des nerfs craniens d'après les vues de VAN WIJHE a beaucoup perdu de son intérêt depuis qu'on possède d'autres données que les siennes sur la composition segmentaire du crâne.

D'autre part les données embryologiques de KUPFFER ont permis de bien comprendre la différence morphologique qui existe entre les nerfs craniens et les nerfs rachidiens, en faisant voir que les premiers comprennent en plus des seconds un élément branchial qui devient prépondérant et qui peut même exister seul dans la plupart d'entre eux.

Quant à la distribution métamérique précise des paires craniennes, c'est-à-dire leur attribution à un nombre déterminé de métamères, c'est une question très complexe qu'il semble inutile de développer davantage ici et pour laquelle nous renvoyons à ce qui est dit de la métamérie cranienne dans le chapitre VIII. Il suffit pour le moment de dire avec JOHNSTON que la division fonctionnelle du système nerveux en partie somatique et en partie splanchnique disposées en colonnes longitudinales juxtaposées, est plus fondamentale et plus primitive que sa division métamérique, et cette vue est surtout applicable à la tête où les nerfs n'offrent point la disposition métamérique régulière en anneaux transversaux qu'ils présentent dans le tronc, mais ont au contraire plutôt une distribution parallèle à l'axe longitudinal, car certaines de leurs branches (accessoire du latéral, rameau intestinal du vague) s'étendent sur un grand nombre de métamères consécutifs.

3. — Système nerveux sympathique.

Le système sympathique est une portion du système nerveux périphérique, caractérisée par des nerfs de couleur grise, ou plus pâle que celle des nerfs ordinaires, anastomosés fréquemment en plexus et qui présen-

tent sur leur trajet ou à leurs points d'anastomoses de nombreux ganglions.

Là où il est typiquement constitué, par exemple dans le tronc des Mammifères, le système sympathique offre la disposition suivante. Chaque rameau communicant émané du nerf mixte vient se jeter dans un ganglion appartenant

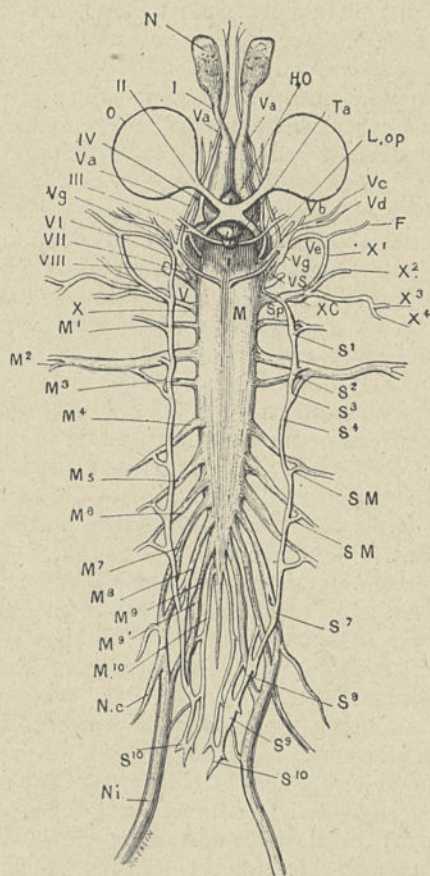


Fig. 205. — Système nerveux cérébro-spinal et sympathique de la Grenouille, d'après HUXLEY.

I, Nerf olfactif; — N, sac olfactif; — II, n. optique; — O, Œil; — L. op., Lobes optiques; — Ta, bandelettes optiques; — III, Oculo-moteur; — IV, Pathétique; — V, Trijumeau intimement uni à l'*abducens* (VI), au facial (VII) et à l'extrémité supérieure du sympathique (V. s); — Va, Branches nasale et ophtalmique de V mélangées à l'*abducens*; — V.b,c,d, Branches palatine, maxillaire et mandibulaire de V; — Ve, Branche tympanique (anastomose avec le facial donnant la branche faciale proprement dite (F)); — VIII n., auditif; — X avec X¹, X², X³, X⁴, glosso-pharyngien et vague; — M, commencement de la moelle; — M. 1 à 10, n. spinaux; — M², n. trachéaux; — M⁷,⁸,⁹, Plexus sacré d'où sortent les nerfs crural (Nc) et sciatique (Ni); — S, chaîne du sympathique; — S, M, Rameaux communicants; — S. 1-10, Ganglions du sympathique.

au même métamère et placé sur les côtés de la colonne vertébrale (ganglion de la chaîne). Les ganglions de la chaîne d'un même côté sont réunis les uns aux autres d'avant en arrière par des nerfs intermédiaires, avec lesquels ils forment une chaîne ou un cordon contenu dans toute l'étendue de la cavité viscérale, le *cordon*

limitrophe. Des ganglions de la chaîne partent des nerfs aboutissant à d'autres ganglions placés au-devant de la colonne vertébrale (ganglions prévertébraux) et qui s'unissent en plexus. De ceux-ci partent d'autres rameaux également accompagnés de ganglions qui pénètrent dans les organes et forment des plexus et des ganglions intra-viscéraux ou interstitiels. Tous les plexus sympathiques ne siègent pas dans la cavité viscérale, beaucoup suivent les grosses artères de la tête et des membres et se dirigent avec ces dernières vers la périphérie du corps en formant des plexus très déliés que l'on peut suivre jusque dans la terminaison des artérioles de la peau.

Constitution du système sympathique. — La constitution du système sympathique est excessivement complexe, elle est encore discutée sur des points très importants. En se basant sur les données de DOGIEL, on peut admettre que le système sympathique est formé par des neurones sensitifs et des neurones moteurs dispersés dans les organes où ils constituent de petits arcs réflexes, véritables systèmes nerveux rudimentaires capables de régler la vie de l'organe auquel ils appartiennent, mais reliés cependant au système cérébro-spinal qui se superpose à eux, à cause de la solidarité que le fonctionnement des organismes supérieurs exige entre tous les organes et le système somatique lui-même. L'arc réflexe initial sympathique peut être représenté par les cellules des plexus interstitiels, interprétées conformément à la manière de voir de DOGIEL. Certaines de ces cellules, munies de dendrites longues et fines, les étendent jusque entre les cellules épithéliales des muqueuses où elles constituent les terminaisons nerveuses sensitives. L'axone de ces cellules se dirige vers les centres cérébro-spinaux et s'étend jusque dans le ganglion spinal, ou s'arrête auprès de cellules également sensibles placées dans l'un ou l'autre des ganglions du système et dont l'axone va jusque dans les ganglions spinaux. Là, ces axones, qu'ils appartiennent au premier neurone sensitif sympathique ou qu'ils viennent d'un second qui fait chaîne avec lui, se terminent par une arborisation en corbeille autour du corps de certaines cellules des ganglions spinaux (cellules à cylindraxe ramifié) et l'excitation qu'ils apportent est transmise par ces cellules aux cellules du ganglion spinal rattachées aux fibres splanchniques sensibles.

Les axones des cellules sympathiques sensibles, en se dirigeant vers les centres, émettent des collatérales qui viennent s'articuler avec les cellules motrices des ganglions interstitiels ou avec celles des ganglions répartis dans les différents étages. Ces collatérales forment l'arc réflexe qui permet à une excitation portée sur la surface d'une muqueuse d'être réfléchie directement par la cellule motrice du même plexus interstitiel, ou bien elles déterminent une réponse plus compliquée, par le jeu des cellules motrices échelonnées dans les différents ganglions. L'existence des cellules sensibles dans le sympathique n'est pas admise par tous les auteurs et certains regardent comme seules fibres sensibles dans ce système les fibres splanchniques sensibles que l'on a vu traverser les ganglions sans émettre de collatérales et se terminer par exemple dans un corpuscule de Pacini péri- ou intraviscéral.

Dans l'hypothèse admise ici, l'arc réflexe fondamental du système nerveux sympathique est relié au système cérébro-spinal par des voies sensibles et par des voies motrices. Nous avons vu les voies sensibles, ce sont les fibres sympathiques qui aboutissent au ganglion spinal, auxquelles s'ajoutent naturellement les fibres sensibles viscérales, mais celles-ci n'appartiennent point à proprement

parler au système sympathique, comme on le verra plus loin. Les voies motrices sont formées par des fibres splanchniques motrices qui, nées de cellules des cornes antérieures ou latérales de la moelle, passent par les racines postérieures ou par

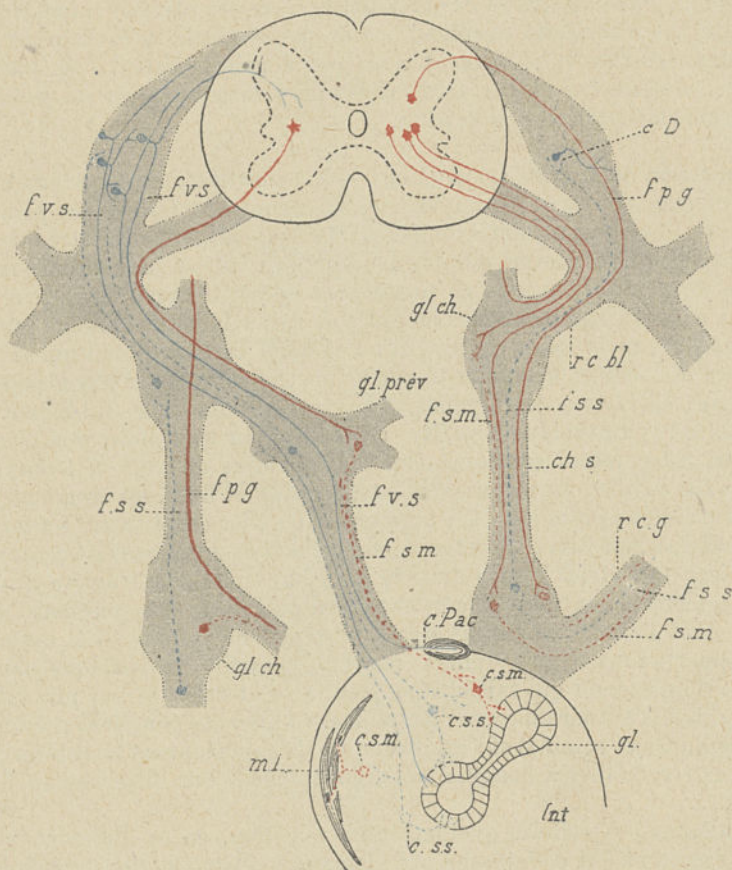


FIG. 206. — Schéma représentant la constitution du système sympathique.

ces neurones appartenant en propre au système sympathique sont représentés par des tirets. L. D., cellule de Dogiel; — *ch. s.*, chaîne du sympathique; — *c. Pac.*, corpuscule de Pacini; — *c. s. m.*, cellule sympathique motrice; — *c. s. s.*, cellule sympathique sensible (ces deux sortes de cellules, dans l'intestin par exemple, forment des ganglions interstitiels); — *f. p. g.*, fibres préganglionnaires (fibres viscérales motrices); — *f. s. m.*, fibres sympathiques motrices; — *f. s. s.*, fibres sympathiques sensibles; — *f. v. s.*, fibres viscérales sensibles; — *gl. ch.*, ganglion de la chaîne du sympathique; — *gl. prév.*, ganglion prévertébral; — *gl.*, glande; — *Int.*, intestin; — *m. l.*, muscles lisses; — *r. c. bl.*, rameau communicant blanc; — *r. c. g.*, rameau communicant gris.

les racines antérieures et par le rameau communicant. Ces fibres, d'origine cérébro-spinale, comme les viscérales sensibles, constituent les fibres préganglionnaires de LANGLEY. Elles sont d'une longueur variable, les unes s'arrêtent dans le premier ganglion de la chaîne qu'elles rencontrent, les autres le traversent, puis, se

dirigeant soit cranialement, soit caudalement à lui, forment le nerf de la chaîne, et vont se terminer dans un ganglion plus ou moins éloigné de cette dernière ou même dans un ganglion interstitiel ou périphérique. Toutes ces fibres se terminent autour de cellules sympathiques motrices auxquelles elles transmettent les ordres venus du système cérébro-spinal. Existe-t-il entre la terminaison de ces fibres cérébro-spino-sympathiques et les organes les plus éloignés qu'elles innervent dans les plexus périphériques un seul neurone sympathique interposé, ou bien une chaîne de deux ou plusieurs neurones? la question n'est pas tranchée.

Les fibres qui vont des centres cérébro-spinaux au sympathique sont des fibres blanches à myéline; leur trajet dans les rameaux communicants forme un faisceau blanc bien distinct du faisceau plus pâle, formé par les fibres sympathiques que renferme le rameau communicant. La proportion de ces fibres n'est pas la même dans toute l'étendue de la chaîne sympathique, parce que les cellules qui leur donnent origine sont concentrées dans la partie thoracique de la moelle. Aussi a-t-on pu distinguer des rameaux communicants blancs renfermant un grand nombre de fibres cérébro-sympathiques, et des rameaux communicants gris renfermant exclusivement des fibres sympathiques (ONODI et GASKELL). Les rameaux communicants blancs sont compris entre le premier dorsal et le deuxième lombaire chez le Chien (GASKELL). Les rameaux situés en avant et en arrière de ces derniers sont exclusivement gris. Les rameaux gris renferment, outre les fibres sensitives qui vont au ganglion spinal, des fibres sympathiques motrices destinées aux vaisseaux périphériques, et qui arrivent à ces derniers par l'intermédiaire des nerfs spinaux. Les rameaux communicants renferment donc des fibres efférentes spino-sympathiques (fibres splanchniques motrices) qui prédominent dans les communicants blancs, des fibres sympathiques motrices, qui vont aux vaisseaux périphériques et enfin des fibres afférentes sympathiques ou afférentes viscérales qui vont au ganglion spinal.

Le système sympathique peut donc être considéré comme un petit système nerveux viscéral propre, qui s'est superposé au système cérébro-spinal, et qui est plus jeune que lui. Strictement parlant, il ne comprend que les neurones dont les corps siègent dans ses ganglions. Les neurones afférents ou efférents dont les corps cellulaires sont placés dans les ganglions des nerfs rachidiens ou craniens ou dans la moelle et le cerveau appartiennent au système cérébro-spinal (JOHNSTON).

Au début le système sympathique était représenté simplement par les rameaux splanchniques afférents et efférents du système cérébro-spinal, dont les grandes fibres sensitives qui traversent le système sympathique sont un souvenir, et comme il l'est encore par certaines fibres des nerfs craniens là où n'existe pas de sympathique céphalique. Au fur et à mesure que les viscères se sont développés, des cellules émigrées du système cérébro-spinal, comme le montre le développement des ganglions de la chaîne, sont venues se répandre dans ces organes et leur former un système nerveux particulier qui a pris un développement de plus en plus grand et atteint son maximum chez les Mammifères où la vie organique est si délicate et si compliquée.

Chez les Mammifères dont le système sympathique offre le développement le plus complet, la chaîne s'étend depuis la première vertèbre dorsale jusqu'au sacrum et présente dans toute cette longueur une grande régularité, possédant autant de ganglions qu'il y a de métamères. Dans la région cervicale le nombre

des ganglions n'est plus en rapport avec celui des métamères et se trouve réduit à trois et même à deux pour les huit paires cervicales présentes. Le ganglion le plus cranial placé au niveau des premières vertèbres cervicales et qui reçoit les rameaux communicants des premières paires spinales, s'appelle le *ganglion cervical supérieur*. Le ganglion le plus caudal, voisin du premier ganglion thoracique, reçoit les rameaux communicants des dernières paires cervicales et forme le *ganglion cervical inférieur*. Ces deux ganglions sont réunis par un rameau longitudinal qui représente la chaîne sympathique au cou et qui a reçu le nom de sympathique cervical. Le troisième ganglion, lorsqu'il existe (*ganglion cervical moyen*), se trouve placé sur la chaîne cervicale, plus près du ganglion inférieur. L'irrégularité des ganglions dans la chaîne cervicale entraîne une irrégularité dans la distribution des rameaux communicants qui doivent se réunir entre eux pour aborder le ganglion correspondant.

De la chaîne sympathique cervicale partent des filets nerveux bientôt anastomosés en plexus, et qui se distribuent au pharynx, au larynx, à l'œsophage et au cœur (rameaux cardiaques).

Le sympathique thoracique fournit des plexus pulmonaires et deux nerfs puissants nés des derniers ganglions dorsaux, les nerfs *petit* et *grand splanchniques*, qui vont se jeter dans le plexus solaire, lequel reçoit des branches du pneumogastrique et préside à l'innervation de l'intestin, du foie et des reins. Enfin le sympathique abdominal fournit des branches au plexus hypogastrique, et les nerfs érecteurs.

Tel est le système sympathique rachidien. Le système sympathique crânien offre des dispositions bien différentes. Il n'existe pas à la tête de chaîne sympathique nette étendue entre les ganglions sympathiques que l'on peut y observer et le ganglion cervical supérieur. Toutefois, il existe un filet nerveux allant du ganglion cervical supérieur au ganglion de Gasser du trijumeau et que l'on considère comme représentant cette chaîne. Ce filet conduit au ganglion ciliaire des éléments sympathiques qui lui viennent de la chaîne cervicale; mais en dehors de cette branche qui relie le sympathique cervical à un nerf crânien, plusieurs de ces derniers, V, VII, IX, X, renferment des fibres sympathiques (fibres préganglionnaires ou fibres sympathiques vraies dont le neurone serait resté dans le ganglion spinal).

Les ganglions du sympathique qui appartiennent à la tête sont placés sur les branches du trijumeau, ils sont au nombre de quatre, et sont en rapport avec les cavités de la face renfermant des organes des sens importants dont ils commandent les vaisseaux. Le ganglion ophtalmique règle ainsi la nutrition de l'œil, le ganglion sphéno-palatin règle le degré d'humidité de la muqueuse nasale, le ganglion otique gouverne la tension dans les cavités de l'oreille, et enfin le ganglion sous-maxillaire commande la sécrétion de la glande sous-maxillaire et par là même l'état d'humidité de la langue nécessaire à la fonction du goût (MORAT).

Le système nerveux sympathique est peu développé chez les Vertébrés inférieurs. Chez les Cyclostomes il est représenté seulement par quelques ganglions péri-aortiques disposés métamériquement sur les paires nerveuses dont ils proviennent, mais ne s'anastomosant pas en chaîne. Le rameau intestinal du pneumogastrique forme presque à lui tout seul l'innervation de l'intestin qui reçoit seulement quelques filets des nerfs rachidiens correspondants.

Chez les Sélaciens les ganglions de la chaîne sont représentés, mais ils ne s'unissent jamais en une chaîne continue, il n'y a pas de cordon limitrophe.

Toutefois certains de ces ganglions peuvent s'unir entre eux dans le sens longitudinal pour former des masses plus considérables. Tous ces ganglions émettent des plexus viscéraux puissants. Il n'y a pas chez les Sélaciens d'autres ganglions céphaliques du sympathique que le ciliaire.

Chez les Téléostéens les ganglions de la chaîne s'unissent longitudinalement et forment des cordons limitrophes.

A partir des Amphibiens il existe une chaîne sympathique calquée sur le modèle de celle des Vertébrés supérieurs.

BIBLIOGRAPHIE

- E. FORGUE. *Sur la distribution des racines motrices du plexus brachial et du plexus lombosacré*. Thèse de Méd., Montpellier, 1883. — J. BEARD. *The system of Branchial sens organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida*, etc. Quart. Journ. of Micr. Science, 1885. — A. FRORIEP. *Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus*, etc. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt., 1885. — CH. JULIN. *Le système nerveux grand sympathique de l'Ammocète (Petromyzon Plan)*. Anat. Anz., Bd II, 1887. — J. BEARD. *The development of the peripheral Nervous-System in Vertebrates*, Part I, Quart. Journ. of Microscop. Science, 1888. — R. CHEVREL. *Sur l'anatomie du système nerveux grand sympathique des Elasmobranches et des Poissons osseux*. Thèse Sciences, Paris, 1889. — G. CHIARUGI. *Le développement des nerfs vague, accessoire, hypoglosse et premiers cervicaux chez les Sauropsidés et chez les Mammifères*. Arch. ital. de Biol., T. XIII, 1890. — CH. S. SHERRINGTON. *Notes on the arrangement of some motor fibres on the lumbosacral plexus*. Journ. of Physiol., Vol. XIII, 1892. — LE MÊME. *Experiments in examination of the peripheral Distribution of the fibres*, etc., Phil. Transact. Roy. Society of London, Vol. CLXXXIV, 1893. — F. PINKUS. *Ueber einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des Protopterus annectens*. Anat. Anz., Bd IX, 1894. — R. CHEVREL. *Recherches anatomiques sur le système nerveux grand sympathique de l'Esturgeon (Acipenser sturio)*. Arch. zool. exper. et génér., Sér. 3, T. II, 1894. — L'ANNEGRACE. *Distribution des racines motrices dans les muscles des membres*. Trav. du Prof. L'annegrace. Montpellier, 1896. — J. BEARD. *On the disappearance of the transient nervous apparatus in the series. Scyllium, Acanthias, Mustelus, Torpedo*. Anat. Anz., Bd XII, 1896. — CH. S. SHERRINGTON. *Demonstration of the cutaneous distribution of spinal nerves*. Journ. of Anat., 1896. — W. JUN. HIS. *Ueber die Entwicklung des Bauchsympathicus beim Hühnchen und Menschen*. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt., Suppl., 1887. — M. FÜRBRINGER. *Ueber die spinooccipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie*. Festschr. Gegenbaur, Bd III. Leipzig, 1897. — W. LUBOSCH. *Vergleich. Anat. Untersuchungen über den Ursprung und die Phylogenese des Nerv. accessorius Willisii*. Arch. f. Mikr. Anat. u. Entw. Geschichte, Bd LIV, 1899. — M. JACQUET. *Anat. comp. du Système nerveux sympathique cervical dans la série des Vertébrés*. Arch. des Sc. méd. Organe de l'Inst. d'anat. et de chir., etc. de Bucarest, 1900. — C. K. HOFFMANN. *Zur Entwicklungsgeschichte des Sympathicus. Die Entwicklungsgeschichte des sympathicus bei den Selachiern*. Verh. Akad., Amsterdam, 1900. — LE MÊME. *Die Entwicklungsgeschichte des Sympathicus bei den Urodelen*. Verh. Akad., Amsterdam, 1902. — R. C. PUNNET. *On the Formation of the pelvic Plexus with especial reference to the nervous collector in the Genus Mustelus*. Philos. Transact. R. Soc. London, Vol. 192, 1901. — VAN GEHUCHTEN. *Recherches sur les terminaisons centrales des nerfs sensitifs*. Le Névrase, 1901 et 1902. — E. GIGLIOTTOS. *Sugli organi branchiali e laterali di senso nell'uomo*. Monit. zool. ital., Anno XIII, n° 5, 1902. — LE MÊME. *Sull'origine embrionale del nervo trigemino nell'uomo. 2° Sui primordi dello sviluppo del nervo acustico-faciale nell'uomo*. Anat. Anz., Bd XXI, 1902. — C. R. BARDEEN. *The Bimeric. Distribution of the Spinal Nerves*, etc. American Journ. of Anatomy, Vol. 3, 1904. — G. L. STREETER. *The development of the cranial and spinal nerves in the occipital region of the human embryo*. Americ. Journ. Anat. Vol. IV, 1907. — R. SPARVALI. *Sull'innervazione segmentale della cute negli ucelli. Contributo sperimentale*. Arch. ital. di Anat. e di Emb., Vol. VI, 1907. — H. BRAUS. *Experimentelle Untersuchungen über die Segmentalstruktur der motorischen Nervenplexus*. Anat. Anz., Bd 34, 1909. — ALEX. MECK. *The cranial segments and Nerves of the Rabbit with some Remarks on the Phylogeny of the Nervous System*. Anat. Anz., Bd XXXVI, 1910.

SECTION II. — ORGANES DES SENS

Les organes des sens sont constitués par des surfaces sensibles souvent accompagnées d'organes spéciaux destinés à recueillir ou à renforcer les excitations qui doivent les ébranler. Les cellules sensorielles qui caractérisent les surfaces sensibles sont de deux sortes : les cellules sensorielles primaires ou neuro-épithéliales, les cellules sensorielles secondaires (G. RETZIUS).

Les cellules sensorielles primaires sont ainsi nommées parce qu'elles représentent sans doute le type primitif de toutes les cellules sensibles. Elles consistent en des cellules ectodermiques ordinairement cylindriques, munies sur leur face libre d'un cil ou d'un bâtonnet sensitif plus ou moins développé et sur leur face profonde d'un prolongement très fin, comparable à un axone et qui pénètre directement dans un centre nerveux. De telles cellules ne se rencontrent actuellement chez les Vertébrés que dans l'organe olfactif, et aussi dans la rétine qui constitue d'ailleurs un cas unique parmi les organes sensoriels, mais elles sont très répandues dans le tégument des Invertébrés.

Les cellules sensorielles secondaires ont une tout autre origine. Les fibres nerveuses sensibles ou afférentes des Vertébrés sont formées par une cellule sensorielle primaire qui a émigré dans la profondeur, et dont le corps est venu se loger dans un ganglion spinal, tandis qu'il restait relié à la périphérie par une longue fibre étirée, qui s'y termine de différentes manières. Lorsqu'il s'agit de la sensibilité générale cette terminaison consiste simplement en une arborisation nue qui s'interpose entre les cellules de l'épithélium ordinaire de revêtement, mais lorsque on a affaire à une sensibilité spéciale, la terminaison se complique et certaines cellules, entourées par elle, prennent une forme et des caractères spéciaux. Ainsi, dans l'épithélium de l'oreille interne, certaines cellules acquièrent des cils raides, une forme spéciale et sont plus étroitement entourées par les terminaisons nerveuses. Il en est de même pour les bourgeons du goût et les organes de la ligne latérale. Les cellules ainsi transformées et qui sont évidemment chargées de recueillir les excitations spéciales sont les cellules sensorielles secondaires.

Les cellules sensorielles tant primaires que secondaires ne constituent pas à elles seules les surfaces sensibles, elles sont toujours mélangées de cellules indifférentes ou cellules de soutien, qui modèlent en partie leur forme sur celle des intervalles laissés libres entre les cellules sensorielles, intervalles qu'elles occupent toujours complètement. Dans la rétine toutefois, où la continuité de la surface sensorielle ou tout au moins l'absence d'intervalles indifférents de quelque importance est une condition essentielle du fonctionnement, les cellules de soutien ne forment point des corps épithéliaux compacts interposés aux cellules visuelles, mais se subdivisent, au niveau de ces dernières, en fibres fines qui n'occupent qu'une faible étendue (fibres de Müller).

Des cellules sensorielles secondaires peuvent être fournies non seulement par les épithéliums, mais sans doute aussi par les cellules mésodermiques placées autour d'arborisations nerveuses plus profondes, comme cela arrive pour certains corpuscules du tact (corpuscules de Merkel, de Meissner). Dans ce cas, il y a toutes les transitions entre des cellules sensorielles secondaires vraies et de

simples cellules de revêtement ou d'enveloppement sans aucun caractère sensoriel.

On a déjà vu les organes sensoriels qui font partie du tégument et n'en peuvent être isolés, on étudiera maintenant les organes olfactif, visuel et auditif.

I. — ORGANE OLFACTIF.

La membrane olfactive est formée de cellules sensorielles primaires, véritables neurones mélangés au sein de l'épithélium olfactif à des cellules indifférentes ou de soutien. Les cellules sensorielles émettent par leur pôle basal un prolongement cylindraxile fin qui passe dans la constitution du nerf olfactif et vient se terminer dans le bulbe olfactif dans un des *glomérules* caractéristiques de cet organe.

L'épithélium olfactif est logé dans une cavité de la face qui prend le nom de fosse nasale. Il y a une seule fosse nasale chez les Monorhiniens, deux chez tous les autres Vertébrés. La monorhinie des Cyclostomes est liée à la constitution très spéciale de leur tête, qui a été indiquée dans la première partie. Chez ces animaux il existe à la face dorsale de la tête un orifice unique conduisant dans un canal membraneux situé dans le plan sagittal et qui s'étend jusque sur la voûte de la bouche où il se termine en cul-de-sac (Lamproies), ou bien au contraire s'ouvre dans le palais (Myxines). Sur la paroi caudale de ce canal membraneux, à peu près à la hauteur des yeux, se trouve un diverticule sphéroïdal impair qui est réservé à l'épithélium olfactif. Ce diverticule, organe olfactif proprement dit, correspond aux sacs olfactifs des Poissons et possède la même constitution fondamentale qu'eux, c'est-à-dire présente une série de plis saillants tapissés par l'épithélium sensoriel, le reste du conduit membraneux est spécial aux Cyclostomes.

Chez les Amphirhiniens il y a toujours deux fosses nasales, et l'atrophie de certaines parties de l'une d'elles, qui peut se produire au cours du développement chez les Cétacés par exemple, ne conduit jamais à une monorhinie comparable à celle des Cyclostomes. La forme des fosses nasales et la part qu'elles prennent à la constitution de la tête sont bien différentes chez les animaux qui respirent l'air en nature et chez ceux qui respirent l'air dissous dans l'eau.

Chez ces derniers, qui comprennent tous les Poissons sauf les Dipneustes, les fosses nasales sont relativement petites, globuleuses, et n'occupent qu'une faible étendue de la tête. Elles sont entièrement tapissées par l'épithélium olfactif relevé en plis saillants disposés sous forme de rayons ou de lames parallèles. Il n'y a jamais de glandes annexées à l'épithélium. Les fosses nasales, largement séparées l'une de l'autre, s'ouvrent toujours sur une seule et même surface, c'est-à-dire sur la peau et jamais à la fois sur la peau et sur la muqueuse digestive comme cela arrive chez les animaux qui respirent l'air en nature. Il n'y a donc chez les Poissons qu'une seule sorte d'orifice nasal, correspondant à l'orifice externe. Cet orifice, d'abord placé à la face ventrale de la tête, n'y reste que chez les Sélaciens; dans le développement il se trouve transporté, chez les Téléostomes, à la face dorsale. Pour la facilité de l'établissement du courant de l'eau dans la fosse correspondante l'orifice nasal est toujours sub-

divisé en deux parties, servant l'une à l'entrée, l'autre à la sortie du liquide. Chez les Téléostomes cette subdivision est obtenue par un pont de substance, parfois très large, qui divise complètement l'orifice primitif en deux ouvertures distinctes. Ces deux ouvertures peuvent en outre être munies chacune d'un prolongement tubulaire plus ou moins prononcé; l'eau entre par le tube supérieur ou caudal, ressort par l'inférieur ou cranial. Chez les Sélaciens il se forme simplement un repli superficiel, sorte de valvule qui ne se soude point au bord opposé à celui sur lequel elle prend naissance, mais passe simplement au-dessus de lui. Cette valvule, très inégalement développée suivant les espèces, suffit pour séparer les courants d'eau et les régulariser.

Chez les Dipneustes qui respirent directement dans l'air, à certains moments, les fosses nasales globuleuses, placées sur la voûte de la bouche, présentent deux orifices : l'un situé en avant des dents, en dedans de la lèvre supérieure, répond à l'orifice externe, l'autre creusé dans la voûte buccale, en arrière des dents, répond à l'orifice interne et conduit l'air dans la cavité buccale.

Cette disposition se rencontre constamment chez les Quadrupèdes qui possèdent toujours deux orifices, l'un externe, l'autre interne, pour chaque fosse nasale. On a vu dans la première partie comment se développent ces orifices et les fosses correspondantes; il faut ajouter ici quelques mots sur les dispositions que présentent ces fosses chez les adultes.

À partir des Amphibiens on distingue toujours dans les fosses nasales une partie sensorielle, tapissée par l'épithélium olfactif et une partie respiratoire revêtue d'un épithélium simple sans caractères sensoriels.

L'épithélium sensoriel ne forme plus de plis saillants, disposés en rayons, sauf chez certains Urodèles pérennibranches où l'on retrouve des traces de cette structure; il tapisse simplement une partie de la paroi des fosses nasales dont le reste est revêtu par un épithélium indifférent. Chez les Amphibiens les fosses nasales sont des cavités irrégulières, situées au-devant du cerveau et dont les orifices externe et interne sont à peu près sur une même ligne verticale. La partie olfactive occupe les parois supérieure interne et postérieure des fosses, le reste est formé par la portion respiratoire. Des glandes s'ajoutent à cette dernière et donnent à sa muqueuse un certain degré d'humidité.

Chez les Sauropsidés les fosses nasales se placent en dessous de l'extrémité craniale du cerveau et se divisent en deux parties bien distinctes : l'une, antérieure, qui fait suite à l'orifice externe et qui constitue l'antichambre, est purement respiratoire, l'autre, postérieure, tapissée par l'épithélium olfactif, forme la cavité olfactive proprement dite. Celle-ci communique avec la bouche par le choane qui a une forme variable suivant les cas. Arrondi et très antérieur chez les Lézards, il recule fortement chez les Crocodiliens, et présente chez les Oiseaux la forme d'une longue fente palatine.

Chez les Mammifères les fosses nasales se développent beaucoup, en même temps que toute la face qui gagne surtout en hauteur, comparativement à ce qu'elle était chez les Sauropsidés. En même temps l'ethmoïde prend une grande part à la formation des fosses nasales et en fournit une portion très spéciale, nouvelle, qui caractérise les Mammifères comme on le verra à propos des cornets. Les choanes prennent une grande hauteur et ont leur ouverture placée dans un plan vertical, ou quelquefois oblique. Le larynx remonte parfois jusqu'à leur niveau et vient s'enchâsser dans leur ouverture de façon à mettre les voies respiratoires en communication directe avec les fosses nasales, comme cela s'observe chez les Cétacés et certains Ongulés.

Les fosses nasales occupent chez les Mammifères une grande partie de la face et du museau. Cependant, chez les Cétacés, elles sont fortement réduites. et ne se prolongent point dans le museau qui est formé simplement par les maxillaires et les prémaxillaires. Elles sont en outre verticales, traversant le crâne de bas en haut, et ont la forme de deux conduits verticaux qui s'ouvrent sur le sommet de la tête au-devant du front. Corrélativement à cette situation particulière des fosses nasales le squelette de la face subit de grandes modifications pour lesquelles on renvoie aux mémoires spéciaux.

La cavité des fosses nasales est en partie occupée par des replis saillants de ses parois et que l'on appelle les cornets (*conchæ*). Le prétendu cornet des Amphibiens Anoures ne peut être directement comparé aux cornets des Amniotes, et même chez ces derniers il y a lieu de distinguer différentes catégories de cornets qui ne sont pas homologues entre elles. Les idées actuellement admises sur la morphologie des cornets résultent des travaux de SCHWALBE, ZUCKERKANDL, KILLIAN, K. PETER. Ce dernier distingue d'abord deux sortes de cornets, suivant qu'ils appartiennent au territoire sensoriel invaginé ou bien à l'antichambre formée au-devant de ce dernier par une invagination d'épithélium indifférent. Cette dernière division comprend seulement le cornet antérieur ou *vestibulaire* des Oiseaux. La première comprend tous les cornets observés chez les Amniotes, qu'ils soient revêtus ou non d'épithélium sensoriel cela importe peu, parce que la paroi du territoire sensoriel invaginé subit des transformations qui font varier l'étendue de l'épithélium sensoriel et par suite sa répartition sur les divers cornets. Ces cornets se divisent eux-mêmes en deux groupes selon qu'ils apparaissent sur la paroi latérale ou externe des fosses nasales ou bien sur la partie postérieure et dorsale de la paroi médiale, pour passer ensuite au cours du développement sur la paroi externe. Le premier groupe est celui des cornets latéraux (*conchæ laterales*), le second est celui des cornets médians ou ethmoïdaux, encore appelés *ethmoturbinalia* parce qu'ils se rattachent à l'ethmoïde.

Les cornets ethmoïdaux sont spéciaux aux Mammifères et caractéristiques de cette classe.

Les cornets latéraux se rencontrent chez tous les Amniotes; ils se divisent en cornets latéraux antérieurs et cornets latéraux postérieurs suivant qu'ils appartiennent à la région craniale ou à la région caudale des fosses nasales.

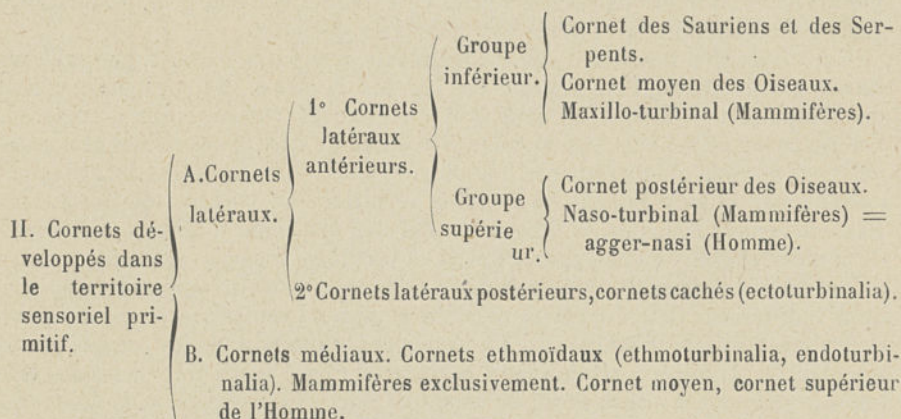
Les cornets latéraux antérieurs comprennent deux groupes: l'un inférieur qui est représenté par le cornet unique des Sauriens et des Serpents, par le cornet moyen des Oiseaux, et par le cornet inférieur des Mammifères ou maxilloturbinal; l'autre supérieur qui répond au cornet supérieur des Oiseaux (éminence olfactive, et à un cornet, le naso-turbinal, qui s'observe chez la plupart des Mammifères, mais manque chez l'Homme où il n'est représenté que par une élevation spéciale (*agger nasi*).

Les cornets latéraux postérieurs sont des cornets qui se développent secondairement dans la paroi latérale entre les cornets ethmoïdaux déjà formés qui les dépassent toujours et les recouvrent, d'où le nom de cornets cachés (*conchæ oblectæ*), qui leur a été donné. Comme ils font moins saillie en dedans que les cornets ethmoïdaux, on les appelle aussi *ectoturbinalia* par opposition aux premiers dits *endoturbinalia*.

Homologie des Cornets (K. PETER).

I. Cornets développés dans le territoire de l'épithélium externe invaginé.

Cornet vestibulaire des Oiseaux.



Les cornets ont pour but d'augmenter la surface sensorielle ou la surface respiratoire des cavités nasales. Dans la portion respiratoire, ils jouent le rôle à la fois d'un filtre qui arrête les poussières, d'un radiateur qui chauffe l'air inspiré, parce qu'ils possèdent une riche vascularisation, et d'une éponge humide qui charge cet air de l'humidité nécessaire. A cet effet, le maxillo-turbinal prend chez beaucoup de Mammifères un grand développement, se divise en deux lames courbes, s'enroulant l'une en dessus, l'autre en dessous de son pédicule, et ces lames se subdivisent à leur tour, dans certains cas, en lames de second et de troisième ordre qui s'intriquent les unes dans les autres, de manière à former un vrai labyrinthe de voies tortueuses et très étroites que l'air doit traverser avant d'arriver à la trachée. De même les ethmoturbinaux multiplient la surface sensorielle qu'ils fournissent à peu près seuls, mais il ne faudrait pas faire coïncider les notions d'ethmoturbinaux et de surface sensorielle, car celle-ci peut manquer en partie sur certains ethmoturbinaux, par exemple à la face inférieure du cornet moyen de l'Homme, et inversement se rencontrer sur des cornets cachés.

Le nombre des cornets varie suivant les espèces. Le nombre typique des ethmoturbinaux est sans doute de cinq, nombre observé chez les Marsupiaux et réalisé à peu près — 4 à 6 — chez les Insectivores qui sont aussi des Mammifères primitifs. Les Hyracoïdes, Chiroptères, Carnivores, Rongeurs, Prosimiens, se rapprochent des Insectivores; les Ongulés en général et les Édentés offrent un type plus compliqué, les Primates un type plus réduit.

Sous le rapport de leur sensibilité olfactive, les Mammifères ont été divisés en trois groupes :

1° Macrosmatiques, qui comprennent la majorité des Mammifères : Monotrèmes, Marsupiaux, Insectivores, Carnivores fissipèdes, Rongeurs, Prosimiens, Édentés, Ongulés;

2° Microsmatiques : Carnivores pinnipèdes, Mysticètes, Singes, Homme.

3° Anosmatiques : Cétodontes.

D'une manière générale, les Mammifères adaptés à la vie aquatique sont anosmatiques ou microsmatiques; ainsi l'Ornithorhynque qui vit beaucoup dans l'eau est moins bien doué que l'Echidné son proche parent.

La formation des cornets ne résulte pas, comme on pourrait le croire, de poussées locales de la paroi amenant la production de lames saillantes dans une cavité déjà assez vaste. Elle débute de très bonne heure chez les embryons, lorsque la cavité est à peine marquée, par la production de fissures étroites, tapissées par l'épithélium et dont le fond, formé par un bourgeon épithélial plein, s'enfonce graduellement dans l'épaisseur des parois pleines de la face, puis se fissure à son tour de telle manière que l'accroissement des fosses na-

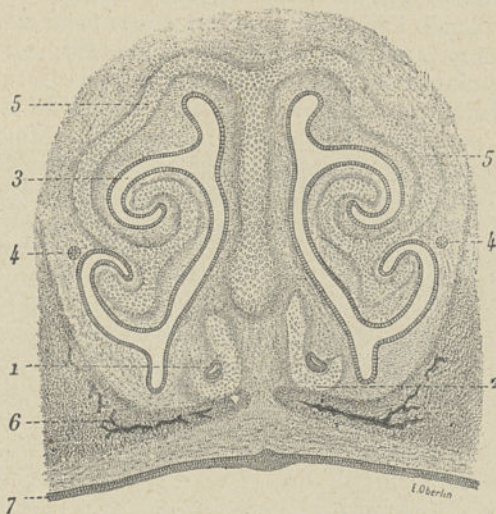


FIG. 207. — Coupe frontale de la face sur un fœtus de Veau de 9 centimètres, d'après TOURNEUX.

1, Organe de Jacobson; — 2, cartilage de Jacobson; — 3, cavité des fosses nasales; — 4, cordon naso-lacrimal; — 5, capsule nasale cartilagineuse; — 6, maxillaire supérieur; — 7, épithélium de la voûte palatine.

sales et la production des cornets et des méats qui séparent ces derniers sont des phénomènes concomitants (voy. fig. 33). Le squelette apparaît ensuite dans les cornets purement membraneux, formés par ce processus.

L'accroissement de la cavité primitive produite par l'expansion des fissures ne se termine pas avec la formation des cornets, il se continue dans certains points du pourtour des cavités nasales, de manière à faire pénétrer des prolongements de celles-ci dans les os qui l'entourent. Ainsi se forment les sinus frontaux, sphénoïdaux, maxillaires, dont le nom indique la situation. La formation des sinus par extension de la muqueuse respiratoire dans les os, ou *pneumatisation* des os, est à rapprocher de la pneumatisation beaucoup plus complète observée chez les Oiseaux et chez certains Reptiles (voy. III^e partie). Elle paraît en rapport avec une économie de substance osseuse et un allègement des parties. Ce dernier est particulièrement nécessaire là où les os de la face doivent prendre une grande extension pour servir à l'implantation des dents ou à

l'attache des muscles (Proboscidiens, Rhinocéros, Hippopotames, etc.). La pneumatisation des os et du crâne est portée à son maximum chez les Mammifères.

L'appareil olfactif des Mammifères se distingue par la présence d'un *nez extérieur*, formé par les os nasaux proéminents, le cartilage de la cloison (ethmoïde), les cartilages propres du nez et le vomer. Le nez extérieur possède une cavité propre, le *vestibule nasal*, et peut prendre un développement particulier avec une riche musculature chez les animaux à trompe. Chez les Mammifères aquatiques il est muni de sphincters qui se ferment dès que l'animal plonge.

Organe de Jacobson. — L'organe de Jacobson ou *organe voméro-nasal* est une annexe de l'appareil olfactif sur la nature de laquelle des doutes existent encore. Chez les Amniotes où on l'étudiera tout d'abord, il apparaît dans l'embryon comme un sillon de l'épithélium sensoriel de la paroi médiale des fossettes olfactives, terminé en arrière en cul-de-sac. Plus tard, le sillon se ferme et engendre un tube clos en arrière, qui débouche dans la cavité buccale par un conduit particulier, le *canal naso-palatin*. Le fond du sillon s'est légèrement renflé et sa paroi peut même présenter, chez les Monotrèmes, un repli interne saillant, comparable à un cornet. Il est enveloppé d'un tube cartilagineux plus ou moins complet, situé contre la cloison des fosses nasales, le cartilage de Jacobson (cartilage *voméro-nasal* ou encore *paraseptal*). Dans le cas où il est bien développé l'organe de Jacobson présente un épithélium sensoriel identique à l'épithélium olfactif et innervé par la première paire, de plus il communique avec la cavité buccale par le canal naso-palatin. Il se rencontre sous cette forme chez les Sauriens, les Ophidiens et les Monotrèmes. Il est aussi bien développé, mais cependant d'une manière un peu moindre, chez la plupart des Mammifères (Marsupiaux, Insectivores, Rongeurs, Carnivores, Édentés, Ongulés). Chez certains Rongeurs il subit déjà une régression en ce qu'il ne s'ouvre plus dans la bouche mais seulement dans la cavité nasale; le conduit naso-palatin est oblitéré ou a disparu. Enfin il régresse encore davantage chez les Primates et chez l'Homme, où les rameaux nerveux qui lui arrivaient encore chez le fœtus disparaissent à la naissance en même temps que les cellules sensorielles.

Chez les Chéloniens, les Crocodiliens et les Oiseaux il manque à l'état adulte, mais se présente chez l'embryon, au moins pour les deux premiers groupes.

L'existence d'un organe de Jacobson chez les Anamniotes est encore en question. On a décrit à plusieurs reprises des formations considérées comme telles, mais cette interprétation a été contestée. WIEDERSHEIM admet l'existence d'un organe voméro-nasal chez les Amphibiens, mais celui-ci, né sur la paroi médiale des fosses nasales, se transporterait au cours du développement sur leur paroi latérale.

L'organe de Jacobson sert peut-être, comme le pensait CUVIER, à apprécier les qualités des substances introduites dans la bouche.

BIBLIOGRAPHIE

Outre la bibliographie donnée à la page 62, voyez G. SCHWALBE, *Lehrbuch d. Anatomie d. Sinnesorgane*. Erlangen, 1887. — G. KILLIAN, *Zur Anat. d. Nase menschlich. Embryonen*. Arch. Laryng. und Rhinol., B II, III, IV, 1895-1896. — H. STRASSER, *Sur le développement des cavités nasales et du squelette du nez*. Arch. des Sc. phys. et nat., Genève, 1901. — K. PETER, *Die Entwickel.*

des Geruchsorgane und Jacobson'schen Organe, etc., in Handb. d. Vergl. und exper., Entwickel. Lehre. O. Hertwig's, Bd II, Th. 2, 1901. — LE MÊME. *Anlage und Homologie d. Muscheln d. Menschen und d. Säugethiere*. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd LX, 1902. — K. BERLINER, *Die Entwickel. d. Geruchsorg. d. Selachier*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd LX, 1902. — F. COHN. *Zur Entwick. d. Geruchsorg. d. Hühnchens*, Arch. f. mikr. Anat., Bd LXI, 1902. — E. BALLOWITZ. *Ueber den Bau d. Geruchsorg. d. Cyclostomata*. Sitzungsber. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch., Berlin, 1904. — DIEULAFÉ. *Les fosses nasales des Vertébrés*. Thèse Sciences, Paris, 1904. — W. LUBOSCH, *Ueber d. Bau und d. Entwickel. d. Geruchsorg. von Petromyzon*. Verhand. Anatom. Gesellschaft, 1904. — LE MÊME. *Vergleich. Anat. d. Sinnesorgane d. Wirbelthiere*. Leipzig, 1910.

II. — ORGANE DE LA VISION.

L'œil occupe parmi les organes des sens une position particulière, parce que sa membrane sensorielle, la rétine, est formée par une évagination du cerveau antérieur. De très bonne heure ce dernier émet, chez l'embryon, deux vésicules latérales qui lui sont rattachées par un pédicule d'abord large et court, les

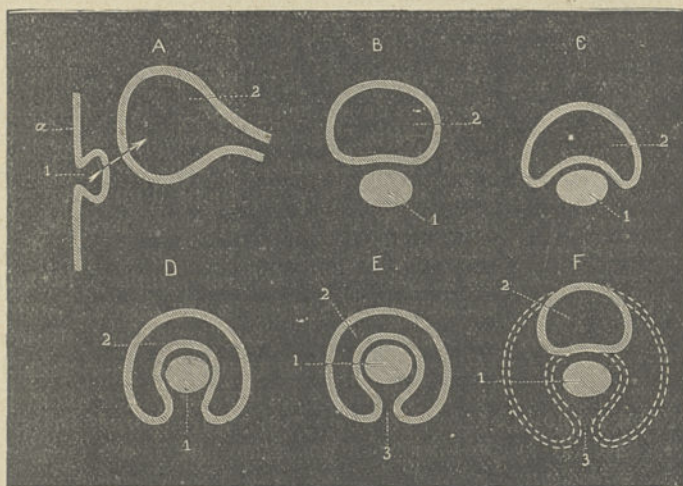


FIG. 208. — Schéma pour la formation de la cupule optique.

A, Coupe passant par l'axe du système optique; — B à F, coupes perpendiculaires à cet axe. Parmi ces coupes, B à E montrent l'enveloppement graduel du cristallin par la vésicule optique primitive; F montre à la fois le début (traits pleins) et l'achèvement (traits discontinus) de ce processus. En A la flèche indique le sens de l'invagination du cristallin dans la vésicule optique. — 1, cristallin; — 2, vésicule optique; — 3, fente choroïdienne.

vésicules optiques primitives (voy. fig. 68). Celles-ci s'étendent latéralement de chaque côté et leur fond arrive au contact de l'ectoderme qui en ce point s'épaissit sur une petite partie de son étendue, puis s'invagine en une fossette, la *fossette cristalliniennne*. Celle-ci se transforme en une vésicule (vésicule cristalliniennne) qui bientôt se détache de l'ectoderme et devient libre en formant le cristallin, organe épithélial par conséquent, d'origine ectodermique et formé de deux couches de cellules, l'une distale, mince, constituée d'une seule rangée de cellules cubiques basses, l'autre proximale, épaisse, formée de cellules cylin-

driques très longues, étirées en fibres (fibres du cristallin), qui constituent la masse principale de l'organe et se continuent graduellement sur les côtés avec les cellules basses de la couche distale (voy. fig. 210).

La cavité de la vésicule cristallinienne a disparu par l'allongement des fibres du cristallin qui occupent toute l'étendue qu'elle offrait primitivement. Pendant la formation du cristallin la vésicule optique s'est transformée en la *cupule optique*. L'hémisphère distal de la vésicule s'est invaginé dans l'hémisphère proximal, comme s'il était poussé par le cristallin de bas en haut en même temps que de dehors en dedans. La cupule optique formée pendant cette migration du cristallin est donc d'abord aplatie de bas en haut et limitée à la face dorsale du cristallin, puis elle s'accroît par ses bords qui tendent à envelopper le cristallin et à se fermer en-dessous de lui. Pendant tout le temps que dure cette

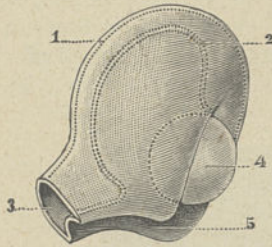


FIG. 209. — Figure schématisant la forme de la cupule optique, et ses rapports avec le cristallin, d'après O. HERTWIG.

1, lame externe de la cupule optique; — 2, lame interne; — 3, cavité du pédicule optique; — 4, cristallin; — 5, fente choroïdienne.

formation, la cupule optique est donc incomplète de ce côté-là, et présente à sa face ventrale une fente (*fente choroïdienne*), qui se ferme plus tard tout en laissant voir encore pendant longtemps sa trace (absence de pigment). Finalement le cristallin est enchâssé dans la cupule optique dont il occupe toute l'ouverture. Cette cupule est formée elle-même de deux feuillets, l'un proximal mince, constitué par une seule rangée de cellules cylindro-cubiques bientôt chargées de pigment noir, c'est la *lame pigmentaire de la rétine*, l'autre, distal plus épais, jamais pigmenté, c'est la *rétine* proprement dite. Rétine et lame pigmentaire se continuent l'une dans l'autre au niveau du bord de la cupule optique. Lorsque la cupule optique est arrivée à ce stade, elle est placée en dedans de l'ectoderme, tapissé lui-même d'une couche mésodermique et elle forme avec le cristallin et le mésenchyme plus dense qui l'entoure un globe oculaire primitif qui a peu à faire pour acquiescer à la structure du globe de l'œil définitif. La portion du tégument

placée en avant de ce globe primitif va devenir la *cornée transparente* qui se continue dans la profondeur avec une lame plus dense de mésenchyme, ébauche de la *sclérotique*. Entre cette dernière et la lame pigmentée se montrent de nombreux capillaires sanguins, premiers rudiments de la *choroïde*. Le bord antérieur de la cupule optique s'est allongé au-devant du cristallin dont il recouvre maintenant les bords et constitue une portion plus mince que le reste de la cupule, la *pars ciliaris retinæ* qui ne deviendra jamais visuelle et fournira seulement l'épithélium postérieur de l'iris et celui du corps ciliaire.

Par une exception assez inattendue à la règle générale, l'épithélium de l'iris engendre les muscles dilatateurs et sphincters de ce dernier. L'iris est formé lui-même par une lame conjonctive qui s'étend d'abord au-devant du cristallin, mais dont la partie centrale très mince disparaîtra plus tard, déterminant la formation du diaphragme irien définitif. Cette partie moyenne de la lame conjonctive qui passe au-devant du cristallin renferme la moitié antérieure du réseau de capillaires sanguins qui entoure le cristallin chez l'embryon, elle disparaîtra en même temps que ces vaisseaux. Ce réseau vasculaire est alimenté par deux sources différentes : 1° par des capillaires du mésenchyme péri-oculaire qui viennent s'anastomoser avec lui; 2° et principalement, par

une artériole venue du nerf optique (artère hyaloïdienne), qui traverse la cavité du globe oculaire en arrière du cristallin et vient s'épanouir à la face postérieure de ce dernier. L'artère hyaloïdienne traverse le corps vitré qui s'est développé entre le cristallin et la rétine et dont l'origine est assez obscure. Après avoir longtemps considéré le corps vitré comme une sorte de tissu muqueux de nature mésodermique qui aurait pénétré dans l'intérieur du globe par la fente choroïdienne, on tend maintenant à le faire venir de la rétine elle-même et par conséquent indirectement de l'ectoderme (TORNATOLA).

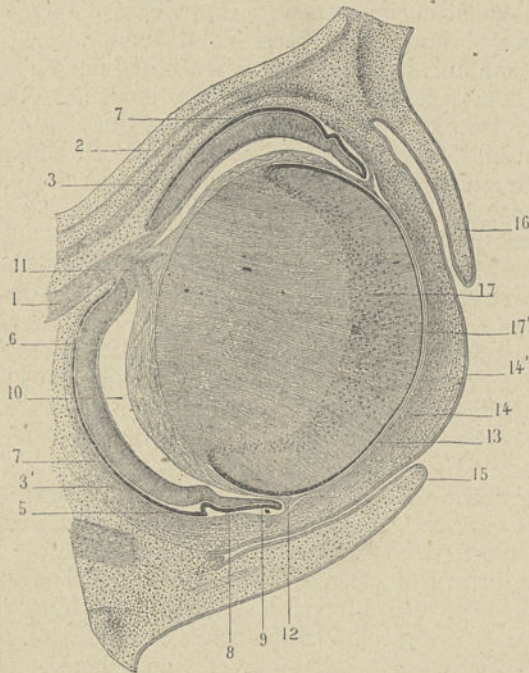


FIG. 210. — Coupe horizontale d'un œil de Lapin âgé de dix-huit jours (d'après KÖLLIKER).

1, nerf optique; — 2, petite aile du sphénoïde; — 3, 3', muscles droits supérieur et inférieur; — 5, épithélium pigmenté de la rétine; — 6, portion rétinienne de la cupule optique; — 7, enveloppe conjonctive de la cupule optique; — 8, portion ciliaire de la cupule optique; — 9, ébauche du pigment de l'iris; — 10, corps vitré; — 11, passage de l'artère centrale de la rétine dans le corps vitré; — 12, rudiment de l'iris; — 13, membrane pupillaire; — 14, tissu propre de la cornée; — 14', épithélium antérieur de la cornée; — 15, paupière inférieure; — 16, paupière supérieure; — 17, cristallin; — 17', épithélium du cristallin.

La rétine se forme dans le feuillet distal de la cupule optique par des différenciations histogénétiques, à la suite desquelles apparaissent les trois neurones superposés, cellule visuelle, cellule bipolaire, cellule ganglionnaire, qui constituent, comme l'a montré R. Y CAJAL, le fonds commun de sa structure chez tous les Vertébrés. Sur sa face proximale la rétine produit les cônes et les bâtonnets qui sont des différenciations superficielles des cellules visuelles analogues aux cils olfactifs ou aux petits bâtonnets gustatifs, mais infiniment plus compliquées. Ces éléments s'unissent par leur extrémité libre avec les cellules de la lame pigmentaire dont il est difficile de les séparer et qui envoient entre

eux des prolongements filiformes très fins chargés de pigment, les *franges pigmentaires* qui se soudent elles-mêmes à la rétine et contribuent ainsi à l'union assez solide des deux feuillets de la cupule optique que l'on observe toujours chez l'adulte.

Le nerf optique se forme dans le pédicule de la vésicule optique, il est constitué par des cylindraxes qui viennent pour l'immense majorité des cellules de la rétine et sont par conséquent afférents pour le cerveau; il ne renferme qu'un petit nombre de fibres efférentes (RAMON Y CAJAL).

Ce mode de formation de l'œil est très particulier en ce sens que ses différents stades ne peuvent aucunement être rapprochés, comme c'est le cas pour tant d'autres organes, des étapes de son évolution phylogénétique bien qu'on ait essayé de le soutenir, comme on le verra plus loin. La vésicule optique ne se retrouve à l'état adulte chez aucun Invertébré, pas plus que la cupule optique avec large fente choroïdienne. Ce sont d'ailleurs des états sous lesquels l'œil est absolument incapable de fonctionner. Ce développement permet toutefois de comprendre comment, par une exception presque unique dans tout le règne animal, les terminaisons des cellules sensorielles (cônes et bâtonnets) ne regardent point directement la lumière, c'est-à-dire la cavité du globe oculaire, mais lui tournent pour ainsi dire le dos, puisqu'elles sont placées sur la face externe de la rétine et ne reçoivent les ondes lumineuses qu'après que celles-ci ont traversé les autres couches de la rétine pour arriver jusqu'à elles. Il est vrai d'ajouter que chez certains animaux et notamment chez l'Homme, au niveau d'un point déterminé du fond de l'œil, ces couches s'écartent en quelque sorte pour ne laisser subsister que les cellules visuelles sur lesquelles les rayons lumineux arrivent ainsi directement, mais toujours à rebours, c'est-à-dire à l'opposé de leur terminaison. A ce niveau, l'écartement des couches de la rétine sous-jacentes aux cellules visuelles détermine la formation d'une petite fossette, la *fovea centralis* ou *macula lutea*, point dans lequel la vision atteint son maximum de perfection.

La disposition inverse des cônes et des bâtonnets peut s'expliquer de la manière suivante. Il est probable que chez les ancêtres des Vertébrés les rétines étaient formées, comme chez la plupart des Invertébrés, par des portions de l'ectoderme déprimées en fossettes ouvertes au dehors et dans l'ouverture desquelles prenaient place des appareils réfringents; mais ces rétines étaient très rapprochées de la surface épithéliale qui s'invaginait pour donner le système nerveux central. Elles furent entraînées dans ce mouvement d'invagination, leur surface libre qui portait les éléments percepteurs de la lumière fut dès lors tournée en dedans, et lorsque ces rétines furent de nouveau rapprochées de l'extérieur (sous la forme de vésicules optiques) pour aller au-devant de la lumière, celle-ci dut traverser leur épaisseur avant d'impressionner les cônes et les bâtonnets.

Ces quelques mots suffisent à montrer l'origine et la filiation des différentes parties du globe oculaire. La rétine est, comme toutes les membranes sensorielles, d'origine ectodermique, mais son ébauche se confond au début avec celle de la plaque neurale. La cornée et le cristallin qui sont les principaux appareils réfringents se rattachent au tégument de la tête; l'autre élément réfringent, le corps vitré, dérive peut-être de la rétine comme le font certaines formations analogues chez divers Invertébrés. Le mésoderme fournit les enveloppes fibro-vasculaires de l'œil.

Cette constitution fondamentale se retrouve dans les divers groupes avec

des adaptations très variées aux différents genres de vie qui peuvent entraîner des modifications parfois surprenantes, mais qui n'entament en rien le fond même de la structure qui, comme pour tous les organes des sens, reste remarquablement uniforme.

On signalera plus loin quelques-unes des adaptations principales. Pour le moment, il faut voir la part que prend l'organe visuel dans la constitution de la tête. Comme on l'a vu page 197, la position des yeux est bien différente dans les deux types essentiels de crânes connus, le type platybasique et le tropibasique. Mais en dehors de cette disposition essentielle, il en est d'autres moins importantes. La capsule squelettique de l'œil n'entoure point complètement ce dernier, comme le font par exemple la capsule nasale et la capsule auditive, elle est même limitée assez étroitement à la partie de l'œil voisine du cerveau, de sorte que la région oculaire est d'abord continue avec la région temporale; caudalement l'orbite communique largement avec la fosse temporale. Cette communication se conserve jusque chez les Mammifères et ne disparaît complètement que chez les Singes supérieurs et chez l'Homme, où une lame osseuse sépare entièrement l'orbite de la fosse temporale. Mais dans la longue série des formes on observe une multitude de dispositions particulières de la cavité orbitaire, en rapport avec les conditions très particulières aussi des différents êtres. Une des plus curieuses est celle offerte par certains Sélaciens. Chez ces animaux la fosse orbitaire est très profonde, les yeux assez écartés l'un de l'autre tendraient à se rapprocher par le jeu même de leurs muscles qui s'attachent au fond de cette fosse, mais ils en sont empêchés par une tige cartilagineuse venue du fond de l'orbite et munie d'un petit plateau terminal contre lequel ils s'appuient et qui leur sert de support.

Une autre disposition particulière de la capsule orbitaire consiste dans le fait que cette dernière s'écarte du crâne auquel elle ne reste rattachée que par un pédicule étroit, et forme sur les côtés de la tête deux masses plus ou moins saillantes dont chacune porte un des yeux. Tel est le cas chez le *Squalus marteau* commun dans la Méditerranée, et qui doit son nom à cette particularité. Cette singulière disposition est encore plus exagérée dans *Stylophthalmus*, qui porte très latéralement des yeux longuement pédiculés.

Le volume et la forme de l'œil varient beaucoup suivant les espèces. Généralement sphérique, l'œil peut cependant s'allonger plus ou moins par étirement de sa portion équatoriale en un tube cylindrique qui atteint une assez grande dimension chez certains Poissons (yeux télescopiques). Son axe antéro-postérieur est aussi normalement plus long chez les Oiseaux que chez les autres Vertébrés.

Les variations de sa structure interne sont aussi très nombreuses et très inégalement importantes suivant les groupes, parce qu'il s'agit avant tout d'adaptations individuelles, de sorte qu'il est un peu illusoire d'en donner une description générale qui se heurte à nombre de cas particuliers très intéressants en eux-mêmes, soit au point de vue histologique, soit au point de vue anatomique, mais qui n'ont aucune valeur morphologique générale. Il est cependant quelques organes assez communs dans certains groupes pour mériter qu'on s'y arrête, ce sont la campanule des Poissons et le peigne des Oiseaux.

La campanule est une sorte de lame ventrale, le *repli falciforme*, comprenant un axe vasculo-conjonctif revêtu d'épithélium, qui part de la fente choroidienne, et s'étend jusque sur le cristallin à la face postéro-temporale et inférieure duquel il s'attache en formant un renflement, la campanule proprement dite.

Dans une situation exactement opposée un ligament élastique suspend le cristallin à la voûte de l'hémisphère antérieur de l'œil. La campanule renferme des muscles lisses, développés sans doute là comme dans l'iris aux dépens de l'épithélium de la cupule optique, et qui tirent le cristallin en arrière en le rapprochant de la rétine, mouvement qui a pour résultat de permettre l'accommodation à la vision des objets éloignés.

Le peigne des Oiseaux est aussi une lame épithélio-conjonctive, née de la fente choroïdienne et placée en arrière du cristallin qu'elle n'atteint pas contrairement à ce que fait la campanule des Poissons. Abondamment pourvu de vaisseaux, le peigne sert sans doute, entre autres choses, à la nutrition de l'intérieur de l'œil.

Ces deux organes (campanule et peigne) sont en somme des formations développées autour des vaisseaux internes de l'œil et fournissent une transition très naturelle à l'étude de ces derniers.

Les vaisseaux de l'œil se divisent (HANS VIRCHOW) en deux groupes bien distincts, le groupe interne et le groupe externe, qui sont dans leur distribution à peu près complètement indépendants l'un de l'autre, car ils ne communiquent entre eux que par des capillaires, chez l'embryon seulement, et en des points très limités, c'est-à-dire au niveau de la fente choroïdienne, et chez les Mammifères sur le pourtour du cristallin au bord de la cupule optique. Les vaisseaux internes sont fournis par l'artère ophtalmique dont un rameau pénètre dans le nerf optique par la gouttière qui prolonge sur le pédicule optique la fente choroïdienne et forme l'artère centrale de la rétine. Cette artère donne des vaisseaux rétinien que l'on observe seulement chez les Mammifères et chez quelques Poissons de la famille des Anguilles, puis l'artère hyaloïdienne qui s'enfonce dans le globe de l'œil en traversant le vitré. Chez les Mammifères l'artère hyaloïdienne s'épanouit à la face postérieure du cristallin en lui formant sa capsule vasculaire qui s'étend aussi sur son pôle antérieur, et qui communique sur le bord de la cupule optique avec les vaisseaux externes de l'œil. Cette capsule vasculaire disparaît vers l'époque de la naissance, elle manque chez les autres Vertébrés.

Les vaisseaux externes de l'œil, également dérivés de l'artère ophtalmique, sont représentés par les artères et les veines choroïdiennes (vaisseaux ciliaires postérieurs) qui se ramifient dans la choroïde en un réseau vasculaire d'une grande richesse. Il y a généralement deux artères choroïdiennes (*ciliaires postérieures longues*) placées à droite et à gauche du côté nasal et du côté temporal, et deux veines dans le plan perpendiculaire à celui des artères. Chez l'Homme il y a en outre de petites artères qui pénètrent autour du nerf optique (*ciliaires postérieures courtes*) et des *ciliaires antérieures longues* fournies par les artères des muscles de l'œil.

La distinction entre les vaisseaux internes et externes de l'œil est portée à son maximum chez beaucoup de Téléostéens où ces vaisseaux dérivent de deux sources différentes. Chez ceux de ces Poissons qui sont pourvus d'une pseudo-branchie l'œil reçoit en effet deux artères : l'une irrigue le nerf optique, la sclérotique, l'iris et les muscles de l'œil, elle provient du cercle artériel céphalique, formé par l'anastomose des carotides internes ; l'autre, réservée uniquement à la choroïde, provient de la pseudo-branchie dont le vaisseau efférent se dirige vers l'œil et forme la *grande artère ophtalmique*. Celle-ci, arrivée dans la choroïde, s'y dispose en un réseau admirable très épais et très serré, qui constitue la prétendue *glande choroïdienne*, dont le sang se rend dans la veine jugulaire par la

grande veine ophtalmique. La glande choroïdienne n'est point une vraie glande, mais un simple réseau admirable. Comme la pseudo-branchie est elle-même souvent réduite à un réseau admirable, seul reste de la branchie primitive, on s'est demandé si la glande choroïdienne ne représentait pas aussi une pseudo-branchie réduite, et si sa présence n'indiquait pas que l'œil s'est développé sur le trajet d'une poche branchiale disparue. Mais l'absence de la glande choroïdienne chez des Poissons plus primitifs que les Téléostéens ne permet guère de soutenir cette opinion qui paraît une simple vue spéculative que rien ne vient confirmer.

Phylogénèse de l'organe visuel. — Certains auteurs admettent que primitivement les ancêtres des Vertébrés avaient plusieurs paires d'yeux vésiculeux semblables à l'œil pariétal et composés comme lui d'un hémisphère proximal sensoriel et d'un hémisphère distal formé d'épithélium indifférent, peut-être épaissi en une lentille. Il y aurait eu quatre paires d'yeux semblables : une antérieure ou craniale qui s'est déplacée ventralement et a fourni les yeux latéraux, et trois autres paires, placées à la suite, que l'on pourrait appeler paraphysaire, pariétale et épiphysaire, d'après les organes qui les représentent aujourd'hui. Toutefois, certains anatomistes considèrent l'œil pariétal et l'œil épiphysaire comme appartenant à la même paire et expliquent leur situation l'un au-devant de l'autre comme due à un déplacement secondaire. Dans ce cas, il n'y aurait plus que trois paires d'yeux primitifs.

Le déplacement des yeux latéraux serait dû à l'accroissement prépondérant des parties dorsales du cerveau qui les aurait repoussés ventralement. Le stade de la cupule optique dans l'ontogenèse s'explique par ce fait que lorsque la paire antérieure d'yeux se déplaça ventralement, la face inférieure de la vésicule formée par l'œil primitif vésiculeux s'invagina dans sa moitié supérieure par suite de la résistance des tissus. La formation de la cupule optique récapitulerait donc dans cette hypothèse un stade de la phylogénèse de l'œil. Le cristallin actuel est une néoformation, le cristallin de l'œil vésiculeux primitif disparaît, mais il reparait par atavisme dans la régénération du cristallin enlevé chez le Triton (SCHIMKEWITSCH).

Il faut remarquer que dans cette explication tout est hypothétique, aussi bien le déplacement ventral des yeux latéraux, — limité, on ne s'explique pas pourquoi, seulement à la première paire, — que le mécanisme de la formation de la cupule optique dont la grossièreté est bien éloignée de la délicatesse habituelle des mouvements ontogénétiques.

D'ailleurs, il y a d'autres hypothèses, s'appuyant sur des conceptions très différentes. Pour BOVERI, par exemple, les yeux latéraux des Vertébrés ont toujours occupé une position ventrale par rapport au cerveau, et dérivent des taches oculaires de l'Amphioxus placées dans la partie ventrale de son système nerveux central.

Pour la comparaison des yeux avec les autres organes sensoriels on a fait remarquer que la série des yeux pairs primitifs, admise ci-dessus, dérivait sans doute de la modification de la partie la plus craniale d'une chaîne métamérique de fossettes sensorielles, placées sur les côtés de l'ébauche nerveuse et qui se sont enfoncées avec elle. Ce n'étaient peut-être pas des organes visuels et elles ont donné naissance, dans le reste du névraxe, à la crête neurale et aux ganglions spinaux. On peut donc considérer la crête neurale comme la transformation d'une série de placodes en fossettes qui complétait les deux séries

épibranchiale et dorso-latérale de placodes indiquées plus haut (voy. p. 61), et que l'on pourrait appeler la *série médiane*.

Annexes de l'œil. — L'œil est pourvu d'appareils annexes qui servent à le mouvoir ou à le protéger, muscles, paupières, glandes.

Les muscles sont au nombre de six, quatre droits : supérieur (dorsal), inférieur (ventral), interne (nasal), externe (temporal), et deux obliques (un ventral ou externe s'insérant sur le côté temporal du globe, un dorsal ou interne s'attachant sur le côté nasal). Chez la plupart des Vertébrés ces deux derniers muscles sont tout entiers dans un même plan et forment comme un anneau équatorial autour de l'œil, leur insertion distale se faisant sur la capsule péri-orbitaire. Chez l'Homme l'oblique supérieur a son insertion distale au fond de l'orbite, comme les droits avec lesquels il se confond plus ou moins en arrière, mais arrivée au bord de l'orbite, cette portion droite du muscle passe dans une poulie de réflexion, d'où son nom de muscle trochléaire, et se dirige dès lors équatorialement.

A ces muscles fondamentaux peuvent s'en ajouter d'autres, notamment : 1° un rétracteur du bulbe dérivé du droit externe et innervé par la VI^e paire et qui apparaît à partir des Amphibiens; 2° des muscles divers, sans doute nés des masticateurs et innervés par la V^e, qui chez les Amphibiens et les Sauropsidés s'étendent des parois de la cavité orbitaire vers les parties voisines, et dont l'un se portant dans la paupière inférieure forme le *depressor palpebræ inferioris*; enfin, 3°, chez les Mammifères, un releveur de la paupière qui se rattache au droit supérieur et est innervé par la III^e paire.

On trouve au-devant de l'œil un système de voiles mobiles très inégalement développés à cause des adaptations individuelles et qui comprend deux sortes de formations : les paupières, la nictitante. Les paupières sont des replis de la peau qui s'élèvent autour du globe de l'œil et établissent le passage entre lui et le tégument général. Dans les cas les plus simples, par exemple chez les Poissons, ces replis forment un cercle complet, mais très peu saillant autour de l'œil, il n'y a pas de paupières différenciées. A partir des Amphibiens on peut rencontrer de vraies paupières qui se forment par l'accroissement localisé des replis primitifs. Cet accroissement se produit exclusivement dans la moitié dorsale et dans la moitié ventrale du cercle palpébral, de manière à donner une paupière supérieure et une paupière inférieure, séparées l'une de l'autre par une fente horizontale qu'elles peuvent complètement fermer. En général, chez les Amphibiens et les Sauropsidés la paupière inférieure est la plus développée et la plus mobile, tandis que c'est l'inverse chez les Mammifères. En se développant les paupières forment entre elles et le globe de l'œil un cul-de-sac plus ou moins profond, tapissé par une membrane dérivée de la peau, mais modifiée dans sa structure histologique, la *conjonctive*; les culs-de-sac conjonctivaux ou fornix sont très profonds là où les mouvements du globe de l'œil sont très étendus.

La nictitante est un repli de la conjonctive, analogue à une paupière, mais transparente comme la cornée et qui se forme entre les paupières et le globe. En général elle consiste en un repli vertical situé sur le bord interne du globe et qui se meut de dedans en dehors, son bord libre glissant jusque sur le côté externe du globe. C'est donc une sorte de paupière verticale, si l'on en juge par la direction de son bord libre, tandis que les paupières vraies sont horizontales en tenant compte du même principe. Toutefois, dans certains cas, c'est aussi

une paupière horizontale qui double en dedans la paupière inférieure (Grenouille). Les paupières servent à protéger l'œil contre les actions extérieures, particulièrement chez les animaux endormis. La nictitante sert à balayer les impuretés qui se placent à la surface du globe de l'œil, rôle dans lequel sa position plus interne la rend plus efficace que les paupières. Elle est très inégalement développée suivant les groupes. Parmi les Mammifères elle est très belle et capable d'un fonctionnement parfait chez les Ongulés, elle est au contraire rudimentaire chez l'Homme.

A l'œil sont annexées des glandes très importantes parce qu'elles servent à fournir un liquide indispensable à l'intégrité de la cornée et de la conjonctive, membranes renfermant beaucoup d'eau dans leur structure et que rien ne protège contre l'évaporation. Naturellement ces glandes manquent chez les animaux aquatiques ou mieux chez ceux qui ont toujours vécu dans l'eau (Poissons); elles ont simplement subi une régression plus ou moins prononcée chez les Mammifères adaptés à la vie aquatique mais qui, descendant d'animaux terrestres, ont gardé au moins des traces de la structure de ces derniers (Cétacés, Siréniens, Carnivores Pinnipèdes). Les glandes lacrymales qui se développent aux dépens de l'épithélium conjonctival sous la forme de petites grappes isolées sur tout le pourtour de l'œil, chez les Amphibiens inférieurs, se groupent en deux masses principales chez les Vertébrés plus élevés. L'une d'elles forme la glande lacrymale proprement dite, rattachée au cul-de-sac conjonctival supérieur et située dans l'angle externe de l'œil, l'autre en rapport avec la nictitante n'est bien développée que là où cette dernière l'est aussi, c'est la glande de Harder qui entoure plus ou moins les faces inférieure et interne du globe.

A côté de ces glandes existent dans la paupière des glandes bien développées, ce sont les glandes de Meibomius, sortes de glandes sébacées très longues, munies d'un axe central sur lequel s'attachent des culs-de-sac latéraux disposés régulièrement comme les barbes d'une plume; puis d'autres glandules très petites d'importance moindre, les glandes de Krause, sortes de lacrymales intrapalpébrales, et les glandes de Moll, qui se rencontrent seulement vers le bord des paupières et répondent sans doute à des sudoripares modifiées. Avec les glandes lacrymales on observe toujours un appareil destiné à débarrasser l'œil du liquide dont elles le baignent, ce sont les voies lacrymales, canaux qui s'ouvrent d'une part dans le cul-de-sac conjonctival, de l'autre dans la cavité nasale. Le canal lacrymal est formé par la prolifération de l'épithélium tapissant le fond de la gouttière nasale qui, chez l'embryon, s'étend du bord interne de l'œil à la fossette olfactive. Cette prolifération détache du fond de cette gouttière un cordon épithélial d'abord plein, puis creux (voy. fig. 207), qui devient le canal nasal. Ce dernier débouche dans le cul-de-sac conjonctival par une ou deux ouvertures, les *points lacrymaux*, diversement placés.

BIBLIOGRAPHIE

- B. HOFFMANN. *Die Tränenwege d. Vögel und Rept.* Zeitsch. f. Naturwissensch., 1882. — E. BÉRANECK. *L'œil primitif des Vertébrés.* Arch. des Sc. phys. et nat., T. XXIV, 1890. — H. VIRCHOW. *Ueber d. Augen d. Selachier*, etc., Verhandl. d. Physiol. Gesellschaft. Berlin, 1890. — G. RETZIUS, *Biolog. Untersuch.* N. F. V., Stockholm, 1893. — L. VIALLETON. *Sur le dilateur de la pupille chez l'Homme.* Arch. Anat. micros., T. I, 1897. — TH. BEER. *Die Akkomodation d. Auge in d. Thierreiche.* Wiener Klin. Woch., 1898. — C. RABL, *Ueber den Bau und Entwickel. d. Linse.* Zeitsch. f. Wissensch. Zoologie, Bd LXII, LXV, LXVII, 1898, 1899. — N. B. HARMAN. *The Palpebral and Oculomotor Apparatus in Fishes.* Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXXIV, 1899.

— ED. GRYNFELTT. *Le muscle dilateur de la pupille chez les Mammifères*. Thèse Médecine, Montpellier, 1899. — R. BURCKHARDT. *Die Einheit d. Sinnesorgansystems bei d. Wirbelthiere*. Verhandl. V^e Internation. Zoolog. Kongr., 1901. — TH. BEER, *Ueber primitive Sehorgane*. Wiener Klin. Wochenschrift, 1901. — JOHNSON, G. LINDSAY. *Contrib. to the compar. Anat. of the Mammalian Eye*, etc. Philos. Transac. of the Roy. Soc. London, Vol. CXCIV, 1910. — A. SZILY JUN. *Zur Anat. und Entw. d. hinteren Irisschichten*, etc. Anat. Anzeig., Bd XX, 1901. — H. HERZOG. *Ueber die Entwick. d. Binnen muskulatur d. Auges*. Arch. f. mikros. Anat., Bd LX, 1902. — E. KALLIUS. *Sehorgan. Ergebn. d. Anat. und Entwick.*, Bd XII, 1902. — CIRINCIONE. *Ueber die Genesed. Glaskörper*. Verh. Anatom. Gesellsch., 1903. — TH. BOVERI, *Ueber die phylog. Bedeut. d. Sehorg. d. Amphioxus*. Zool. Jahrb., Suppl., VII, 1904. — H. EGGELING. *Zur Morphol. d. Augenslider d. Säugethiere*. Ienaische Zeitsch. f. Naturwiss., Bd XXXIX, 1904. — LE MÊME. *Verhandl. Anatom. Gesellsch.*, 1904. — A. SCHAPER. *Ueber einige Fälle...* Ein Beitrag zur Phylogenie und Entwick. d. Linse. Anat. Anzeig., Bd XXIV, 1904. — A. SZILY JUN. *Zur Glaskörperfrage*. Anat. Anzeig., Bd XXIV, 1904. — H. VIRCHOW. *Einige Bemerk. zur Anat. d. Lider*. Verhandl. anatom. Gesellsch., 1904. — A. FRORIEP. *Die Entwickel. d. Auges*, in Handb. d. v. u. exp. Entwick. Lehre O. Hertwig's, Bd II, Th. 2, 1905. — V. FRANZ. *Zur Anat. Histologie und fonction. Gestalt. d. Selachierauges*. Ienaische Zeitsch. f. Naturwissensch., Bd XL, N. F. Bd XXXIII, 1905. — A. FRORIEP. *Ueber die Herleitung d. Wirbelthierauges vom Auge d. Ascidienlarve*. Verhandl. Anatom. Gesellsch., 1906. — METCALF, M. MAYNARD. *Salpa and the Phylogeny of the Eyes of Vertebrata*. Anat. Anzeig., Bd XXIX, 1906. — G. DUBREUIL. *Les glandes lacrymales des Mammifères et de l'Homme*. Thèse médecine, Lyon, 1907, et Revue d'histologie de Renaut et Regaud, fasc. 8, 1908. — G.-H. PARKER, *The Origin of the lateral of Vertebrates Eyes*. American Naturalist, Vol. XLII, 1908.

III. — ORGANE DE L'OÛIE.

L'organe de l'ouïe est formé par une invagination de l'ectoderme céphalique qui se développe en un appareil compliqué et entre en rapport avec un nerf cranien (VIII^e paire). C'est donc un organe sensoriel secondaire, au sens de RETZIUS, c'est-à-dire dont les cellules spécifiques entrent secondairement en rapport avec le système nerveux. Son épithélium sensoriel se rapproche beaucoup de celui des boutons de la ligne latérale, et comme ses fibres nerveuses aboutissent à l'encéphale dans une colonne cellulaire commune avec celle du nerf latéral, il n'est pas douteux que ces deux sortes d'organes ont entre eux des rapports très étroits.

Il est certain que l'appareil en question n'est point simplement un organe de l'ouïe, mais qu'il comprend deux parties bien distinctes : un appareil destiné à percevoir les changements de position du corps par rapport au monde extérieur, c'est-à-dire un appareil d'équilibration et un appareil auditif. Le premier, qui existe peut-être seul chez les Poissons, est représenté par les canaux semi-circulaires.

L'invagination ectodermique qui donne naissance à l'organe de l'ouïe apparaît sur les côtés du cerveau postérieur et forme bientôt une vésicule piriforme qui accompagne de chaque côté ce dernier. Par suite des transformations qui s'effectuent dans la région céphalique, cette vésicule occupe des positions assez différentes suivant les moments du développement. Située d'abord très en avant, elle semble reculer plus tard et se trouve à un moment donné dans le territoire du deuxième arc viscéral ou dans la région dorsale de ce dernier ; c'est la position classique où elle est le plus souvent représentée chez les embryons, mais plus tard elle subit encore une transposition et les parties qui en dérivent (labyrinthe) se trouvent finalement placées dans le territoire du premier arc ou tout au moins en avant de la première fente viscérale derrière laquelle est placé le facial.

La vésicule auditive primitive est d'abord rattachée à l'ectoderme céphalique par un pédicule, mais cette relation n'est conservée que chez les Sélaciens, où le pédicule s'allonge en un canal long et étroit, *canal endolymphatique* ou *récessus du vestibule* qui débouche par un trou très délié à la surface de la tête. Chez les autres Vertébrés le pédicule se sépare de très bonne heure de l'ectoderme et forme de même un canal endolymphatique qui se ferme à son extrémité distale, laquelle est placée à la surface interne de la cavité crânienne. Pour certains auteurs, le canal endolymphatique n'est point le reste du pédicule de la vésicule auditive, mais une formation nouvelle, une extroflexion de la paroi dorsale de cette vésicule. Cette dernière, enfoncée dans le mésenchyme qui occupe les côtés de l'encéphale, subit une série de transformations importantes : elle se divise par une constriction d'abord peu marquée en deux portions distinctes, l'une dorsale ou supérieure constitue l'*utricule*, l'autre ventrale ou inférieure est le *sacculé*. L'*utricule* engendre les canaux semi-circulaires, le *sacculé* est en rapport avec le canal endolymphatique qui s'insère près de l'étranglement par lequel le *sacculé* est séparé de l'*utricule*. Le *sacculé* ne donne point chez les Vertébrés inférieurs de différenciations importantes et présente seulement un court diverticule, la *lagna*, mais chez les Vertébrés supérieurs cette dernière se complique et forme le limaçon.

Les canaux semi-circulaires constituent une partie importante de l'oreille interne. Sauf chez les Cyclostomes, ils sont au nombre de trois. Chacun d'eux a la forme d'un demi-cercle présentant une extrémité munie d'un renflement ampullaire, l'autre dépourvue de renflement. Les canaux semi-circulaires sont situés chacun dans un des plans principaux de l'organisme : deux sont verticaux et s'unissent entre à eux angle droit, ce sont le *canal postérieur* qui est disposé dans un plan sagittal et le *canal antérieur* situé dans un plan transversal ; le troisième, *canal externe*, est placé dans un plan frontal. Les deux canaux verticaux confondent leur branche simple non ampullaire, et leur partie commune forme comme un prolongement élargi de l'*utricule*, le *sinus supérieur*. Leurs extrémités ampullaires sont situées sur deux cornes distinctes de l'*utricule*, le *sinus postérieur* et le *sinus antérieur* ou *récessus de l'utricule*. Sur ce dernier débouche aussi l'ampoule du canal semi-circulaire externe, tandis que l'extrémité simple de ce dernier atteint la corne postérieure. Chez les Cyclostomes, le nombre des canaux est diminué ; il y en a deux chez les Pétromyzontes, l'antérieur (sagittal) et le postérieur (transversal) ; il n'en n'existe chez

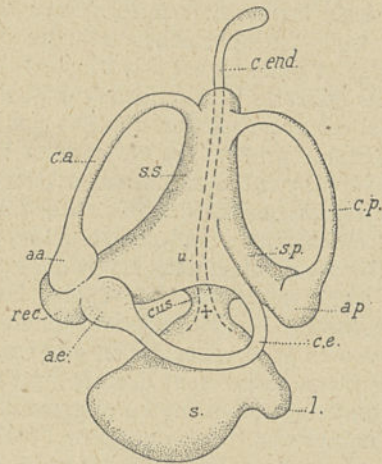


FIG. 211. — Le labyrinthe membraneux, demi-schématique, d'après R. WIEDERSHEIM.

a. a., ampoule du canal antérieur ; — a. e., ampoule du canal externe ; — a. p., ampoule du canal postérieur ; — c. a., canal antérieur ; — c. e., canal externe ; — c. end., canal endolymphatique ; — c. p., canal postérieur ; — c. u. s., canal utriculo-sacculaire ; — l., lagna ; — rec., récessus de l'utricule ; — s., sacculé ; — s. p., sinus postérieur de l'utricule ; — s. s., sinus supérieur de l'utricule ; — u., utricule ; — +, embouchure dans le sacculé du canal endolymphatique.

les Myxinoïdes plus qu'un seul qui paraît répondre à l'union des deux canaux des Lamproies, car il possède deux ampoules, une postérieure et une antérieure.

Le mésenchyme qui enveloppait au début l'invagination ectodermique qui forme l'oreille interne se transforme en cartilage, toutefois cette transformation s'arrête à quelque distance de la vésicule ectodermique et laisse autour d'elle une couche de mésenchyme qui se développe en tissu muqueux. Dans la suite ce tissu muqueux se résorbe, laissant à sa place un fluide, la *périmylphe* contenue dans un espace périlymphatique qui constitue comme le moule en creux de la vésicule auditive et des parties qui en dérivent. Cette vésicule forme alors le *labyrinthe membraneux* séparé par l'espace périlymphatique du labyrinthe cartilagineux ou osseux qui reproduit à peu près sa forme et dans lequel il est logé. Le labyrinthe membraneux touche par certains endroits le labyrinthe cartilagineux auquel il adhère ainsi naturellement; il lui est aussi relié en d'autres points par des tractus fibreux, restes du mésenchyme primitif, et qui servent de chemins aux vaisseaux.

Le labyrinthe membraneux est constitué histologiquement par une paroi conjonctive mince doublée en dedans de l'épithélium ectodermique invaginé. Cet épithélium prend une structure compliquée et présente des cellules sensorielles secondaires dans les points où se termine le nerf auditif, mais ces points ou *plages nerveuses* sont séparés les uns des autres par des intervalles assez étendus sur lesquels n'existe qu'un épithélium simple indifférent. Les plages nerveuses sont réparties en plusieurs groupes : 1^o les *crêtes acoustiques* qui siègent exclusivement dans la portion ampullaire des canaux semi-circulaires et sont naturellement au nombre de trois; 2^o les *taches acoustiques* qui sont au nombre de trois : une pour l'utricule (*tache du récessus de l'utricule*), deux pour le saccule, l'une constante la *tache du saccule*, l'autre toujours peu développée et qui disparaît chez les Mammifères, la *macula neglecta*; enfin 3^o deux *papilles acoustiques* en rapport avec la formation lagenaire. L'une est située à l'extrémité distale de la lagena, c'est la *papille lagenaire* qui se conserve chez tous les Vertébrés inférieurs aux Mammifères, mais manque chez ces derniers. L'autre est placée à la base même de la lagena, tout près de son insertion sur le saccule, ou même sur une dépression spéciale du saccule (voy. fig. 212), c'est la *papille basilaire* qui, peu développée chez les Vertébrés inférieurs, deviendra l'organe de Corti des Mammifères. Chez ces derniers, à cause de la disparition de deux plages nerveuses, celle de la lagena et la *macula neglecta*, le nombre des plages est de six. De ces plages nerveuses les premières (crêtes et taches) sont en rapport avec la fonction d'équilibration, elles reçoivent un rameau spécial de l'auditif, le nerf vestibulaire. Les ou la dernière sont en rapport avec le nerf cochléaire, autre branche du nerf auditif qui atteint chez les Mammifères seulement un développement considérable.

Le labyrinthe membraneux est rempli d'un liquide particulier, l'*endolymph*, dans lequel sont suspendus des concrétions ou des cristaux calcaires d'un blanc éblouissant, les otolithes, qui se présentent soit sous la forme de masses assez volumineuses, soit sous celle d'une fine poussière. Les otolithes sont réunies en petites masses distribuées comme les taches sensorielles auxquelles elles répondent; cependant chez l'embryon le canal endolymphatique est aussi rempli d'une bouillie otolithique blanchâtre qu'il peut porter au loin lorsqu'il s'étend dans les cavités du rachis comme chez les Anoures (voy. plus loin).

L'oreille interne, composée du labyrinthe, forme l'appareil auditif entier des Poissons, il n'y a point chez eux d'oreille moyenne ni d'oreille externe. Chez les

Sélaciens le labyrinthe membraneux est entièrement enfermé dans un bloc de cartilage continu qui forme les parois latérales du crâne. Chez la plupart des autres Poissons la face interne de la capsule auditive est purement fibreuse sur une certaine étendue en dedans de la paroi crânienne. Chez les Plagiostomes les vibrations qui mettent en action le labyrinthe arrivent à ce dernier directement de l'extérieur ou par l'intermédiaire de l'évent dont le conduit s'applique contre une partie de la capsule auditive et même s'y étale parfois en formant des diverticules. Chez les Poissons dont l'évent est fermé la transmission se fait par les pièces dures du crâne en rapport avec le labyrinthe osseux (hyomandibulaire, opercule, etc.). Chez certains Téléostéens, il existe en outre une curieuse disposition qui met en rapport la vessie natatoire et l'oreille interne. Une chaîne d'osselets (osselets de Weber), fournis par des parties ventro-latérales des premières vertèbres, et enveloppés dans la dure-mère, s'avance jusque dans la cavité crânienne et relie le labyrinthe à la vessie natatoire.

A partir des Amphibiens commencent à apparaître les différenciations qui conduiront à la formation de l'oreille moyenne. Le labyrinthe membraneux reste à peu près le même que chez les Poissons et comprend l'utricule avec trois canaux semi-circulaires, le saccule avec le canal endolymphatique, une lagena courte et largement unie avec le saccule, puis dans son voisinage immédiat, une autre évagination du saccule, la papille basilaire qui passera plus tard (Sauropsidés) dans la lagena, et prendra toute son importance chez les Mammifères, où elle formera la membrane basilaire du limaçon.

Les espaces périlymphatiques sont bien développés et communiquent indirectement avec les parties extérieures du labyrinthe osseux par deux points. L'un situé à la face interne du crâne est constitué par le canal périlymphatique qui entoure le récessus endolymphatique, c'est l'*aqueduc du vestibule*, l'autre qui n'accompagne aucune partie du labyrinthe est un simple canalicule s'étendant des espaces périlymphatiques situés au voisinage de la lagena, à la surface externe du crâne ou sur un des trous qui conduisent à cette surface, par exemple le trou jugulaire, c'est l'*aqueduc du limaçon* (voy. fig. 213).

Pour la première fois apparaît chez les Amphibiens une fenêtre creusée à la surface externe de la capsule auditive cartilagineuse, et qui sera désormais une voie d'accès des vibrations pour le labyrinthe, c'est la *fenêtre ovale*, percée en face de l'utricule et appelée à cause de cela *fenêtre vestibulaire*. Cette fenêtre est comblée pendant la vie par une membrane fibreuse dans laquelle s'enclasse une pièce squelettique discoïde, munie d'un prolongement dirigé en dehors et qui est l'anneau proximal de la chaîne d'osselets destinée à tendre ou à relâcher les membranes qui recueillent les vibrations (tympa et membrane de la fenêtre ovale). La fenêtre ovale apparaît chez les Urodèles qui n'ont cependant point d'oreille moyenne, mais cette dernière est bien constituée chez les Anoures où elle est formée d'une sorte de caisse de résonance placée en dessous et en arrière de la capsule auditive, et qui, communiquant avec la cavité du pharynx par un tube, la *trompe d'Eustache*, est fermée du côté externe par une membrane tendue sur un cercle cartilagineux, le *tympa*.

Le tympan est situé chez les Amphibiens comme chez les Sauropsidés à fleur de peau, il n'y a point d'oreille externe. Il est tendu par les mouvements des osselets de la chaîne.

Étant donnée sa situation, il semble tout naturel de considérer la trompe d'Eustache comme répondant à une poche branchiale dont le tympan représenterait la membrane obturante, et l'on regarde généralement ces parties comme

répondant à la partie dorsale de la première fente branchiale, ou à l'évent des Sélaciens. Cependant, ce que nous avons dit des migrations de l'oreille interne par rapport aux arcs branchiaux, et l'impossibilité de prolonger sur la base du crâne les territoires branchiaux, à cause des glissements qui, dans cette région, rapprochent des paires craniennes assez écartées l'une de l'autre jusqu'à intervertir leurs ordres de sortie du crâne (le facial sortant du crâne par un plan plus caudal que le vague, chez les Mammifères), il ne faut pas attacher une signification trop précise à cette comparaison, et il est préférable de voir dans l'oreille moyenne un appareil qui, comme tout le pharynx, a des connexions intimes avec les arcs branchiaux, mais qui s'est adapté aux diverses dispositions de la région en se prêtant aux modifications apportées à la constitution de la base du crâne dans ces parties. De cette façon on comprend bien l'idée de GAUPP, que le tympan des différents Tétrapodes ne représente point une formation unique partout homologue, mais des formations seulement parallèles, qui peuvent avoir une origine et une valeur un peu différentes suivant les groupes. De même s'expliquent bien dans cette manière de voir les variations de la chaîne d'osselets et les difficultés de trouver entre ses différentes pièces une homologie régulièrement suivie à partir des Amphibiens.

À côté de la fenêtre ovale il se forme chez beaucoup d'Amphibiens une autre ouverture qui persiste chez tous les Amniotes, c'est la *fenêtre ronde*, obturée aussi sur le vivant par une membrane, mais ne comportant jamais de pièces squelettiques. La fenêtre ronde donne sur la partie des espaces périlymphatiques qui entoure la lagena, d'où dérive plus tard le limaçon; à cause de cela on peut lui donner le nom de *fenêtre cochléaire*.

À propos de l'oreille interne des Amphibiens il faut signaler une singulière disposition observée chez les Anoures. Chez la Grenouille le canal endolymphatique qui renferme des otolithes se réunit à celui du côté opposé en formant autour du cerveau un cercle complet, puis de ce cercle part un prolongement qui pénètre dans le canal rachidien et se place à la face dorsale de la moelle, se prolongeant dans toute la colonne vertébrale sous la forme de fins canaux épithéliaux, anastomosés entre eux et qui renferment des otolithes. Au niveau de chaque trou intervertébral ces canaux envoient une expansion latérale qui s'étale sur le ganglion spinal en formant le petit sac bien connu, rempli de matière calcaire blanche, qui accompagne ces ganglions.

L'appareil auditif des Sauropsidés présente un développement un peu plus marqué que celui des Amphibiens, mais il garde fondamentalement le même type, absence de limaçon, absence d'oreille externe.

Le labyrinthe présente chez les Chéloniens les parties essentielles des Amphibiens, à peu près au même état de développement, mais chez les Crocodiles et les Oiseaux la lagena s'allonge et se courbe légèrement à la manière d'une corne.

La papille basilaire, indépendante de la lagena chez les Amphibiens et qui débouche chez eux à part dans le saccule, tend à se confondre avec elle à partir des Ophidiens et des Chéloniens, de manière à n'avoir plus qu'un orifice sacculaire commun. La fusion de la papille basilaire avec la lagena s'effectue graduellement chez divers Sauriens et l'on peut rencontrer parmi eux une série parfaite de développement (WIEDERSHEIM) conduisant jusqu'aux Crocodiles où la lagena est bien développée, et où la papille acoustique basilaire a pris une importance plus grande.

L'oreille moyenne des Sauropsidés peut manquer, par régression, dans certains cas (Serpents, Amphisbènes), dans d'autres cas, elle existe et peut at-

teindre une haute complication. Chez les Tortues il y a, comme chez les Anoures, deux trompes d'Eustache débouchant isolément dans le pharynx, et deux caisses du tympan assez simples. Chez les Crocodiliens les deux trompes aboutissent à un orifice pharyngien impair et médian d'où partent trois conduits, deux latéraux et un médian qui, tous trois, par des chemins compliqués, aboutissent aux caisses du tympan, lesquelles sont très anfractueuses et envoient dans les os des diverticules nombreux. Une disposition à peu près semblable se rencontre chez les Oiseaux. Il n'y a pas d'oreille externe dans la plupart des cas, cependant on observe déjà chez certains Sauriens (Varans, Lézards, Ascalabotes), un repli de peau situé à la partie postérieure de l'orifice occupé par le tympan et qui forme un opercule très incomplet au-dessus de ce dernier. Chez les Crocodiles cet opercule est mobile grâce à un petit muscle dérivé de l'adducteur mandibulaire et innervé par le facial. Chez certains Oiseaux (Chouettes) il existe aussi



FIG. 212. — *Le saccule et la lagena*, schémas d'après H. SPENCER HARRISON.

A, chez les Amphibiens Anoures. — B, chez les Sauriens.

c. s. l., conduit sacculo-lagénaire; — L., lagena; — m. s., tache sacculaire; — P. b., partie basilaire avec les bandes cartilagineuses (en noir); — P. p. b., papille basilaire; — P. p. l., papille lagénaire.

un petit opercule semblable et également mobile qui forme un rudiment d'oreille externe.

Les osselets de l'ouïe comprennent chez les Sauriens une pièce en bâtonnet enchâssée dans la fenêtre ovale et appelée étrier et une pièce externe (extracolumelle), dont l'origine aux dépens de l'arc hyoïdien est tout à fait douteuse.

Chez certains Ascalabotes, le canal endolymphatique sort du domaine de l'oreille interne comme il le fait chez la Grenouille et se prolonge sous les muscles de la nuque, puis sous la ceinture scapulaire et forme finalement un vaste sac lobé qui s'étend entre le pharynx et la colonne vertébrale.

Chez les Mammifères le labyrinthe se complique, l'utricule se sépare complètement du saccule et ne communique plus qu'indirectement avec ce dernier par l'intermédiaire de la partie basale du canal endolymphatique qui a participé à la séparation des deux portions du vestibule et a été fendue en deux canalicules rattachés l'un au saccule, l'autre à l'utricule, et qui se réunissent dans leur partie supérieure. La lagena s'est développée en un limaçon spiralé et sa communication avec le saccule, si large chez les Vertébrés inférieurs, est devenue très étroite; elle s'effectue par un canal court filiforme, le *canalis reuniens*. Le limaçon est produit surtout par l'étirement de la partie basilaire de la lagena et de sa papille nerveuse qui devient l'organe de Corti, étendu sur toute la longueur du limaçon. La terminaison nerveuse propre de la lagena située à son extrémité distale, et qui existait chez tous les Tétrapodes examinés jusqu'ici, disparaît. Le limaçon a d'abord la forme d'une corne légèrement courbée (embryon), puis

il s'enroule sur lui-même en formant un ou deux tours de spire ou même deux tours et demi. Il constitue alors une sorte de cône surbaissé dont la périphérie est formée par les tours de spire, le centre ou *columelle* par du mésenchyme renfermant les vaisseaux et les nerfs. L'axe du limaçon est dirigé d'arrière en avant et de haut en bas. Le limaçon membraneux dérivé directement du labyrinthe va former la rampe médiane ou *canal cochléaire* de l'organe adulte. De part et d'autre de cette rampe, se forment, par production et liquéfaction consécutive

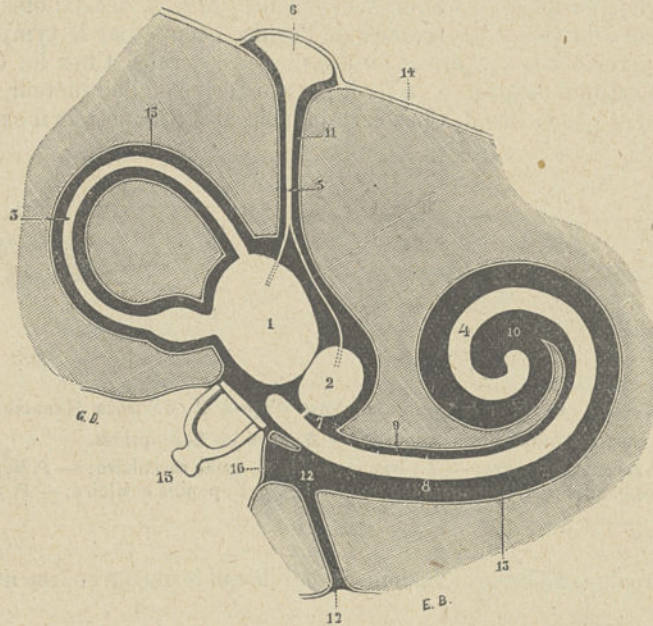


FIG. 213. — Schéma de l'oreille interne de l'Homme, d'après TESTUT.

1, utricule; — 2, saccule; — 3, canaux semi-circulaires; — 4, canal cochléaire; — 5, canal endolymphatique; — 6, cul-de-sac de ce dernier; — 7, canalis reuniens; — 8, rampe tympanique; — 9, rampe vestibulaire; — 10, leur communication au sommet du limaçon; — 11, aqueduc du vestibule; — 12, aqueduc du limaçon; — 13, périoste; — 14, dure-mère; — 15, étrier dans la fenêtre ovale; — 16, fenêtre ronde.

de tissu muqueux, deux rampes opposées, de nature périlymphatique, qui accompagnent la rampe cochléaire sur toute sa longueur, et arrivées à son extrémité se fusionnent entre elles. De ces deux rampes, l'une postérieure et dorsale commence au niveau de la fenêtre ronde, c'est la *rampe tympanique*; l'autre antérieure et ventrale communique par sa base avec les espaces périlymphatiques du vestibule, c'est la *rampe vestibulaire*. Comprimé entre ces deux rampes, le canal cochléaire a pris une forme triangulaire, le sommet du triangle étant dirigé vers la columelle, sa base curviligne formant une partie du contour du limaçon. Les terminaisons sensorielles se trouvent seulement sur la paroi du canal cochléaire qui regarde la rampe tympanique. Cette paroi est formée par une membrane fibreuse, *membrane basilaire*, qui porte l'organe de Corti. L'autre paroi, revêtue en dehors de sa portion fibreuse par un épithélium simple indifférent, s'appelle la *membrane de Reissner*.

L'oreille moyenne des Mammifères comprend une trompe et une caisse. Celle-ci, comme chez certains Sauropsidés supérieurs, envoie des prolongements ramifiés dans l'épaisseur des os voisins (apophyse mastoïde) auxquels elle donne ainsi une certaine pneumaticité. Ce qui caractérise cette oreille moyenne, c'est la présence de trois osselets au lieu de deux qu'il y avait jusqu'ici. Ces osselets sont mus par deux muscles, le muscle de l'étrier (*musculus stapedius*) et le muscle du marteau (*tensor tympani*). Le muscle de l'étrier, plus ancien phylogénétiquement et qui se trouve déjà chez les Sauropsidés, paraît dériver de la portion dorsale du constricteur profond des Poissons, qui appartient à l'arc hyoïdien, et d'où dérive aussi le ventre postérieur du digastrique. Il est innervé par le facial. Le tenseur du tympan, d'origine plus récente, ne s'observe que chez les Mammifères, il dérive de la partie ptérygoïdienne de l'adducteur de la mandibule et reçoit son innervation du trijumeau.

L'oreille externe des Mammifères est habituellement bien développée. Contrairement aux Vertébrés inférieurs où le tympan se montre à fleur de peau, il apparaît chez les embryons de Mammifères situé assez profondément, au fond d'un canal auditif externe muni d'une paroi cartilagineuse continue avec le squelette de l'arc hyoïdien. Autour de l'orifice externe de ce canal se forment un certain nombre d'éminences (six), qui, d'abord distinctes, se soulèvent ensuite en un repli continu. Les trois premières appartiennent à la portion antérieure du canal auditif ou au premier arc, les trois dernières au territoire de l'arc hyoïdien. Le pavillon formé par la réunion de ces éminences dont chacune constitue une partie spéciale, *tragus*, *hélix*, *anthélix*, *antitragus*, etc., diffère surtout chez les différents animaux par le développement de sa partie supérieure ou dorsale qui se déploie plus ou moins et par le développement de ses muscles. Ceux-ci peuvent, d'après WIEDERSHEIM, se diviser en : 1^o adducteurs; 2^o éleveurs; 3^o abducteurs; 4^o dépresseurs; 5^o rotateurs. Ces deux dernières catégories manquent à l'Homme. Une partie des muscles qui les composent, lorsqu'elles existent, ne s'insèrent d'ailleurs point directement sur le crâne, mais sur un cartilage particulier qui manque à l'Homme, le cartilage scutellaire. Les muscles du pavillon sont très développés chez les Artio- et les Périssodactyles. Ils le sont un peu moins chez les Canidés, les Félidés, chez les Lémuriens qui conduisent aux Singes et moins encore chez l'Homme où ils sont à l'état rudimentaire.

BIBLIOGRAPHIE

- G. RETZIUS. *Das Gehörorgan d. Wirbelthiere*. I, *D. Gehörorg. d. Fische und Amphibien*, Stockholm, 1881. II, *D. Gehörorgan d. Reptilien, Vögel und Säugethiere*, Stockholm, 1884. — A. COGGI. *Ueber die sog. Kalcksäckchen*, etc. *Anatom. Anzeiger*, Bd V, 1890. — H. AYERS. *Vertebrate Cephalogenesis*. II, *A contribut. to the Morpholog. of the Vertebrate Ear*, etc. *Journ. of Morphology*, Vol. VI, 1892. — H. BEAUREGARD. *Recherches sur l'appareil auditif chez les Mammifères*. *Journ. de l'Anatomie*, 1893. — T.-W. BRIDGE and A.-C. HADDON. *The Air bladder and Weberian ossicles in the Siluroïd Fishes*. *Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. London*, Vol. CLXXXIV, 1893. — N. IWANZOFF. *Zur Anat. d. Knöchelch. d. mittleren Ohres*, etc. *Anat. Anzeig.*, Bd IX, 1894. — E. GAUPP. *Ontogenese und Phylog. d. schalleitenden Apparates*, etc. *Ergebn. d. Anat. und Entwickel.*, Bd VIII, 1898. — R. KRAUSE. *Entwickel. d. Gehörorgane*, in *Handb. d. v. und exp. Entwickel.-Lehre* O. Hertwig's, Bd II, Th. 2, 1901. — HARRISON, H. SPENCER. *The Homology of the lagena throughout Vertebrates*. *Anat. Anzeiger*, Bd XXIII, 1903. — BAUM und KIRSTEIN. *Vergleich. Anat. Untersuch. über die Ohrmuskulatur verschied. Säugethiere*. *Anat. Anzeiger*, Bd XXIV, 1903. — L. DRÜNER. *Ueber die Anat. und Entwickel. d. Mittelohres*, etc. *Anat. Anzeig.*, Bd XXIV, 1904.

CHAPITRE V

APPAREILS DE LA NUTRITION

Ce chapitre est consacré à divers organes ne dérivant point d'une source commune, et par suite de valeur morphologique diverse, mais qui concourent tous à la nutrition et qui sont réunis ici de ce chef.

Les uns sont formés par le tractus entodermique, ce sont le canal alimentaire avec ses annexes et ses glandes, et l'appareil respiratoire. Les autres sont des glandes de constitution et d'origine très diverses, mais qui offrent toutes le caractère commun d'être dépourvues de canal excréteur et de verser leurs produits directement dans le sang ou peut-être dans les espaces du tissu conjonctif, ce sont les glandes à sécrétion interne. Ces glandes modifient la composition du sang ou produisent des liquides utiles à la vie de certains appareils. Elles rentrent donc très naturellement dans le cadre des organes de la nutrition et leur place à côté du principal organe de cette dernière fonction, le tube digestif, est ainsi justifiée. Ce chapitre est divisé en trois sections : I, le canal alimentaire ; II, l'appareil respiratoire ; III, les glandes à sécrétion interne.

SECTION I. — LE CANAL ALIMENTAIRE ET SES ANNEXES

Le canal alimentaire est constitué principalement par le tractus entodermique qui parcourt une grande longueur du corps de l'embryon, et accessoirement par les parties ectodermiques invaginées à ses deux extrémités, mais le rôle de ces dernières est assez restreint. A l'extrémité orale, la fossette buccale ou stomodaeum peut être considérée comme une invagination ectodermique, qui s'avance au-devant du cul-de-sac pharyngien. Les parties de l'adulte fournies par le stomodaeum ont une faible étendue et ne représentent qu'une part insignifiante du canal alimentaire, bien que des formations très importantes s'y rattachent, les dents. A l'extrémité aborale le rôle de l'ectoderme est encore plus réduit, car dans la règle il n'y a pas d'invagination procodaeale, comme cela s'observe au contraire chez certains Invertébrés. Ceci tient à ce que l'orifice postérieur du tube digestif, l'anus, dérive assez directe-

ment du blastopore et parfois même est une partie de ce dernier qui s'est conservée béante pendant tout le cours du développement (Cyclostomes, Urodèles). Chez les Cyclostomes tout le blastopore passe dans l'anus; chez les Urodèles une partie seulement du blastopore est conservée comme anus, le reste passant dans la formation du canal neurentérique et du bourgeon de la queue; mais cette partie conservée du blastopore reste toujours béante (ERLANGER), tandis que chez les Anoures elle se ferme par la formation d'une membrane anale qui se perfore secondairement (O. HERTWIG). Chez les Sélaciens l'anus se forme à la face ventrale sur la ligne de soudure des lobes caudaux, qui peut être regardée

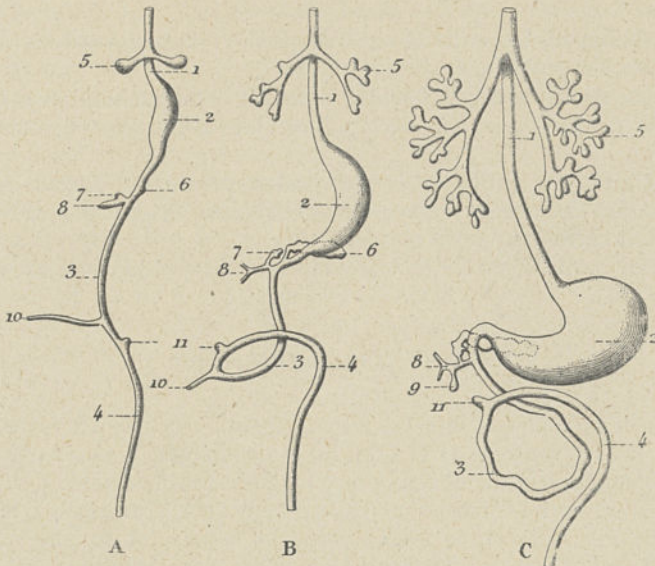


FIG. 214a. — Dérivés du tractus entodermique. Trois stades successifs du développement de ce tractus, chez l'Homme. Emprunté à TOURNEUX, d'après HIS.

1, œsophage; — 2, estomac; — 3, intestin grêle; — 4, gros intestin; — 5, poumon; — 6, ébauche dorsale du pancréas; — 7, ébauche ventrale du pancréas, fusionnée avec la dorsale au stade C; — 8, conduit hépatique; — 9, vésicule biliaire; — 10, conduit vitellin; — 11, bourgeon iléo-cœcal.

comme une lèvre ventrale du blastopore. Enfin, chez les Amniotes, la formation de l'anus se fait par perforation de la membrane anale qui, dérivée elle-même de la partie caudale de la ligne primitive, peut être considérée, de même que cette dernière, comme représentant le blastopore. Lorsque l'anus s'est ainsi ouvert directement à la surface, il peut se faire secondairement des invaginations ectodermiques généralement peu profondes qui représentent le proctodæum et dont l'étendue et même la présence sont très variables.

Le canal alimentaire ainsi formé présente des parois qui jouent un rôle très important dans le traitement des aliments ingérés, et il comporte en outre des annexes représentées par des organes plus ou moins volumineux et bien distincts, tels que les dents, la langue et les glandes digestives individualisées en organes (glandes salivaires, foie, pancréas). Les parois du canal alimentaire comprennent au moins une tunique interne muqueuse et une tunique externe mus-

culaire revêtues dans la plus grande partie du tube digestif par une troisième enveloppe, la tunique péritonéale ou séreuse. La muqueuse loge dans son épaisseur des glandes très petites, mais très nombreuses qui jouent un rôle considérable dans la digestion; elles ne sont pas étudiées ici parce qu'elles font partie intégrante de la muqueuse. Nous décrirons d'abord le canal alimentaire dans ses différentes portions, puis les annexes qui s'y attachent.

ARTICLE I. — CANAL ALIMENTAIRE PROPREMENT DIT.

Le canal alimentaire se divise en trois parties : l'intestin antérieur, l'intestin moyen, l'intestin postérieur.

L'intestin antérieur va de l'orifice buccal à l'embouchure du canal biliaire dans l'intestin; il se divise en intestin buccal, intestin pharyngien, œsophage, estomac.

L'intestin moyen, qui forme la plus grande partie de l'intestin proprement dit; s'étend de l'embouchure des conduits biliaires au gros intestin dont il est généralement séparé par une valvule.

L'intestin postérieur s'étend de la valvule précédemment nommée à l'anus.

§ 1. — Intestin antérieur.

a) *Intestin buccal.* — L'intestin buccal répond à la fossette formée par l'ectoderme à la face ventrale de la tête, au stomodaeum. Il est limité en arrière, chez l'embryon, par la membrane pharyngienne. Cette dernière persiste cependant parfois en partie formant un voile pharyngien (Ammocète), mais le plus souvent elle disparaît et la limite entre la bouche et le pharynx devient absolument indistincte (Ichthyopsidés). Chez les Amniotes la formation d'un palais qui s'étend seulement dans la cavité buccale permet de mieux limiter celle-ci, enfin chez les Mammifères l'apparition du voile du palais fournit une limite nette. La bouche comprend chez les Mammifères des lèvres musculaires formées par le clivage du pourtour de la bouche, qui s'opère dans l'épaisseur d'une lame épithéliale, le *mur plongeant*; à la suite de ce clivage, le bord primitif de la bouche unique et simple est divisé en lèvres et en gencives.

b) *Intestin pharyngien.* — L'intestin pharyngien s'étend sur toute la longueur des poches branchiales. Ses dimensions sont donc celles de la région branchiale et nous renvoyons à ce qui a été dit plus haut à propos de celle-ci pour faire comprendre son extension.

L'intestin buccal et l'intestin pharyngien doivent à leur mode de formation aux dépens de la région bucco-branchiale de n'être point indépendants des parois du corps dont ils ne sont jamais séparés par le coelome. Leur paroi propre, formée par une membrane muqueuse composée d'un épithélium et d'un chorion, est immédiatement appliquée contre les muscles de la région qui sont de nature viscérale, et qui sont eux-mêmes recouverts directement par la peau.

c) *Œsophage.* — L'œsophage est un conduit plus ou moins large qui fait suite au pharynx et précède l'estomac. Sa longueur est très variable et dépend

essentiellement du développement de la région branchiale. Là où les branchies existent le sinus veineux est placé immédiatement en arrière de la dernière fente branchiale, la limite de la cavité abdominale est très près de celle-ci, et l'œsophage est très court (Poissons, Amphibiens). Chez les Amniotes, avec la formation d'un cou, l'œsophage s'allonge plus ou moins, mais il présente dans les différents groupes des dispositions très variables, suivant le reste de la structure. Sa longueur n'est pas simplement en rapport avec la formation du cou, mais aussi avec le mode de cloisonnement de la cavité générale. Chez les Lézards par exemple, où il n'existe point de diaphragme complet, l'estomac remonte assez haut dans la cavité viscérale, l'œsophage est large et court. Chez les Oiseaux l'œsophage présente à la partie inférieure du cou une dilatation particulière, le *jabot*. En arrière du jabot il s'engage dans le thorax qu'il traverse sur une certaine longueur, bientôt suivi par un renflement ovoïde, le *ventricule succenturié* ou estomac glandulaire. Chez les Mammifères l'œsophage répond non seulement au cou mais au thorax; aussi, même chez ceux dont le cou est très court, l'œsophage est cependant assez long parce qu'il s'étend jusqu'au diaphragme qui force l'estomac à reculer assez loin dans la cavité viscérale.

Contrairement aux deux parties précédentes du canal alimentaire, l'œsophage est indépendant des parois latérales du corps, et si, dans son trajet thoracique, sa face externe n'est pas directement revêtue par l'épithélium coelomique, comme l'est celle de l'estomac et de l'intestin, c'est qu'il est entouré d'organes qui s'interposent entre la séreuse et lui. Il se forme ainsi dans le thorax des Mammifères une masse médiane placée au-devant de la colonne vertébrale, entre les deux plèvres, le *médiastin* au milieu duquel se trouve l'œsophage. L'œsophage est composé d'une muqueuse, d'une couche cellulaire sous-jacente à celle-ci, d'une couche musculaire propre et de couches connectives lâches qui le rattachent aux organes voisins. Ses muscles propres, contrairement à ceux du pharynx, ne sont plus des fibres striées de nature viscérale, mais des muscles lisses comme ceux du reste de l'intestin. Ils comprennent cependant chez certains Mammifères des fibres striées isolées, provenant des constricteurs du pharynx.

d) *Estomac*. — L'estomac est la première partie du canal alimentaire que l'on trouve toujours libre dans la cavité péritonéale, directement revêtue par le péritoine et rattachée aux parties voisines seulement par ses mésos, le mésogastre postérieur qui l'unit à la colonne vertébrale et le mésogastre hépatique qui le relie au foie. Il est caractérisé à la fois par un élargissement du canal alimentaire et par la présence d'un épithélium différent de celui de l'œsophage et muni de glandes spéciales. Pour WIEDERSHEIM ces derniers caractères sont indispensables et on doit refuser le nom d'estomac aux dilatations du canal alimentaire simplement tapissées par l'épithélium œsophagien.

L'estomac manque chez les Cyclostomes, ce qui est en rapport avec leur vie semi-parasitaire. Il fait aussi défaut ou est à peine distinct chez les Holocéphales, les Dipneustes et chez beaucoup de Téléostéens.

Bien développé au contraire chez les Sélaciens qui avalent des proies volumineuses, il se présente comme une poche de dimensions variables et de forme généralement appropriée à celle du corps, c'est-à-dire allongée chez les Squalés, large et courte chez les Raies.

Chez les Amphibiens, l'estomac est une cavité sacciforme allongée dans le sens de l'axe longitudinal du corps. Chez les Reptiles sa forme varie beaucoup

suivant le genre de vie; il faut noter toutefois la ressemblance assez grande que présente l'estomac des Crocodiles avec le gésier des Oiseaux dont il partage également la position reculée dans la cavité viscérale.

Chez les Oiseaux l'estomac est divisé en deux parties bien distinctes, l'une craniale, d'un calibre assez étroit, légèrement fusiforme (ventricule succenturié), fait suite à l'œsophage et s'étend à la face ventrale des poumons; l'autre, caudale, en forme de poche ronde, aplatie et épaisse, constitue le *gésier*. Le gésier a des parois musculaires lisses d'une grande puissance, dont les fibres convergent vers deux centres tendineux placés sur les deux faces planes de l'organe, mais non sur un même axe, de telle manière que les contractions des fibres

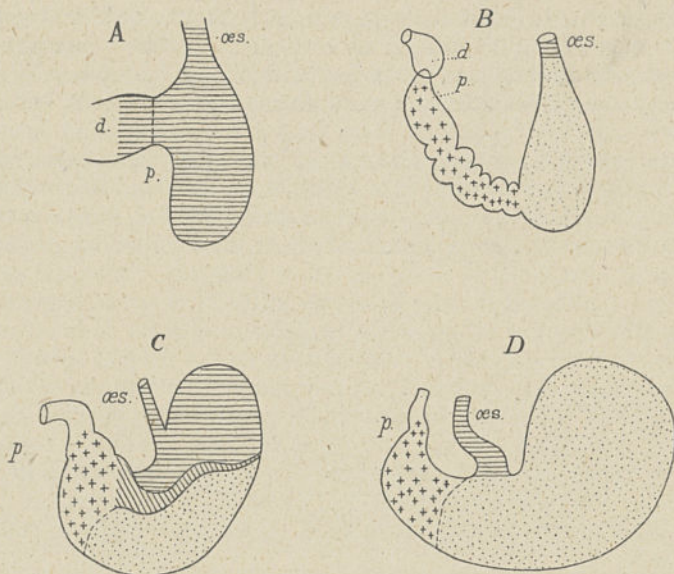


FIG. 215. — Les différentes régions de l'estomac chez quelques Mammifères. Emprunté à WIEDERSHEIM, d'après OPPEL.

A, Ornithorhynque. — B, Cétodonte (*Ziphius*). — C, Cheval. — D, Lièvre.

Les stries horizontales désignent la région œsophagienne; les stries obliques, la région des glandes cardiaques; les points, la région des glandes du fond; les croix, celle des glandes pyloriques.

d., duodénum; — œs., œsophage; — p., pylore.

produisent des mouvements de glissement de ces faces qui contribuent beaucoup au broiement des aliments ingérés. La muqueuse du gésier présente de curieuses modifications histologiques en rapport avec les fonctions de cet organe. Le gésier est reporté assez loin en arrière, comme on l'a vu à propos du cloisonnement du tronc des Oiseaux (p. 126).

Chez les Mammifères l'estomac est presque toujours une poche assez vaste, simple ou divisée en plusieurs compartiments. Lors même qu'elle est simple, cette poche n'a cependant pas la même constitution dans toute son étendue, car sa muqueuse présente des glandes de structure et de fonctions différentes suivant les points. On peut distinguer dans la muqueuse stomacale quatre régions différentes qui sont : 1° une partie dite œsophagienne, avec un épithé-

lium pavimenteux stratifié comme celui de l'œsophage; 2° une partie cardiaque qui ne présente plus d'épithélium stratifié, mais un épithélium cylindrique comme le reste de l'intestin et est pourvue de glandes spéciales, les *glandes cardiaques*, qui se distinguent bien des autres glandes de l'estomac : (a) de celles du fond parce qu'elles sont dépourvues de cellules de revêtement; (b) des glandes pyloriques par l'arrangement et le trajet des tubes glandulaires ainsi que par les caractères de leurs cellules; 3° la muqueuse du fond caractérisée par la présence de glandes (*glandes du fond*) pourvues de cellules de revêtement, propres exclusivement aux Mammifères; 4° la partie pylorique pourvue de glandes spéciales à mucus, les *glandes pyloriques*.

Ces quatre parties peuvent se rencontrer même dans un estomac uniloculaire, comme par exemple celui du Cheval, mais elles n'existent pas toujours toutes; la portion œsophagienne et la portion cardiaque peuvent manquer, par exemple dans l'estomac du Lièvre qui renferme seulement une partie fondique et une partie pylorique. Ces deux dernières parties ne font jamais défaut, et les glandes du fond ont une structure absolument caractéristique des Mammifères.

La constitution de l'estomac varie tellement chez les Mammifères qu'il faudrait en distinguer autant de formes qu'il y a de familles, dans certains cas même d'espèces (OPPEL). Chez les Monotrèmes le sac stomacal est une pure dilatation de l'œsophage et ne mérite point le nom d'estomac. L'estomac peut être divisé en plusieurs poches placées successivement les unes derrière les autres (Cétacés), ou dont certaines sont appendues latéralement sur le trajet du canal alimentaire, comme c'est le cas pour les Ruminants. Chez ces derniers, dans les cas les plus compliqués, l'estomac se divise en quatre chambres : la *panse* (rumen), le *bonnet* (reticulum), le *feuillet* (omasus) et la *caillette* (abomasus). Cette dernière seule est pourvue de glandes à ferment et de glandes pyloriques et répond à un estomac digérant, les deux premières ne sont que des réservoirs de matières alimentaires; elles sont revêtues, comme le feuillet lui-même, d'un épithélium pavimenteux stratifié. Chez les Cétacés les chambres successives de l'estomac répondent chacune à une partie distincte de la muqueuse

§ 2. — Intestin moyen.

L'intestin moyen est compris entre l'embouchure des voies biliaires et l'intestin postérieur. Il est toujours bien développé. Droit et traversant d'avant en arrière la cavité générale chez les Lamproies, il présente dans sa lumière un repli saillant qui augmente sa surface interne, destinée à la sécrétion et à l'absorption. Ce repli, à peu près droit et rectiligne chez les Cyclostomes, tend cependant à prendre une direction spiralée et forme chez les Sélaciens un grand nombre de tours de spire superposés, la *valvule spirale*, qui donne une surface très étendue à la muqueuse intestinale. L'*intestin spiral* ainsi constitué a la forme d'un conduit cylindro-conique ou même légèrement ovoïde (dans les formes à cavité générale courte), qui s'étend dans une grande partie de la cavité viscérale et fait suite au tube pylorique qui continue l'estomac. A la partie craniale de l'intestin spiral se trouve chez les Sélaciens une chambre plus ou moins spacieuse dans laquelle manque la valvule spirale, c'est la *bursa Entiana*. L'intestin spiral s'observe aussi chez les Dipneustes où ses tours de spire sont beaucoup moins serrés. Chez les Ganoïdes la valvule spirale est très réduite. On la

trouve encore à l'état de traces chez un Clupéidé (*Chirocentrus*); mais elle manque chez les autres Téléostéens où l'intestin moyen forme un long cylindre replié trois fois sur lui-même dans la longueur de la cavité viscérale. La limite entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur, d'ailleurs fort court, est peu nette chez les Poissons.

Chez les Amphibiens l'intestin moyen tubulaire décrit une série de circonvolutions courtes et arrondies que l'on retrouvera désormais partout. Il se distingue aisément de l'intestin postérieur par son calibre plus étroit. Chez les Reptiles l'intestin moyen présente un certain nombre de circonvolutions, et il en est de même chez les Oiseaux où le mode d'arrangement de ces dernières présente des dispositions assez fixes pour avoir été prises en considération dans la classification.

L'intestin moyen des Mammifères est très long et forme des circonvolutions nombreuses. Sa longueur est en raison directe du régime, plus courte chez les animaux qui se nourrissent de chair, plus longue chez les Herbivores.

L'intestin moyen est formé de trois tuniques : muqueuse, musculaire et séreuse. L'épithélium intestinal est cylindrique, à plateau strié, la muqueuse comporte de nombreuses glandes en tubes implantées perpendiculairement dans son épaisseur et qui se touchent toutes (*glandes de Lieberkühn*). Indépendamment des grands plis qui peuvent faire saillie dans la lumière du tube digestif (valvule spirale, valvules conniventes des Mammifères), la surface muqueuse de l'intestin grêle porte toujours des plis plus fins disposés en lamelles entrecoupées (Vertébrés inférieurs) ou en petites saillies, les *villosités*, qui augmentent beaucoup sa surface.

§ 3. — Intestin postérieur.

L'intestin postérieur fait suite à l'intestin moyen et fournit une partie importante, le *cloaque*. Nous renverrons pour ce dernier au chapitre VII et ne nous occuperons ici que de l'intestin postérieur proprement dit. Ce dernier est à peine reconnaissable chez les Vertébrés inférieurs où il est très court et représenté simplement par la partie qui donne le cloaque (Cyclostomes). Chez les Sélaciens il est constitué, en avant du cloaque, par une courte portion du canal alimentaire qui se continue avec l'intestin spiral, dont la présence d'une évagination en doigt de gant de sa paroi dorsale (*glande digitiforme* ou *glande rectale*), qui est peut-être un rudiment de cæcum, permet seule de le séparer. Chez certains Poissons (Téléostéens et Ganoïdes) l'intestin postérieur est assez reconnaissable à sa dilatation et à la présence d'une valvule circulaire qui le sépare de l'intestin moyen.

Il en est de même chez les Amphibiens où l'intestin postérieur atteint une certaine longueur, mais reste toujours droit et sans courbures.

Chez les Reptiles l'intestin postérieur est quelquefois bien développé et s'étend, chez le Lézard, entre la partie caudale de l'estomac et le bassin, sous la forme d'un boudin assez volumineux. Il présente d'habitude à son extrémité craniale une évagination symétrique, le *cæcum*.

Chez les Oiseaux l'intestin postérieur est court, droit, et d'un diamètre peu différent de celui de l'intestin grêle. Il présente à son origine deux cæcums pairs qui peuvent devenir très grands (Lamellirostres, Ratités) ou, au contraire,

rester très petits et même manquer. Le cloaque possède sur sa face dorsale une évagination dont les parois sont très riches en follicules lymphatiques, c'est la *bourse de Fabricius*; cette dernière est d'origine ectodermique, et doit être considérée comme appartenant au proctodaeum.

Chez tous les Mammifères l'intestin postérieur atteint un développement considérable et présente des courbures plus ou moins marquées, avec des parties différant beaucoup dans leur aspect, qui sont le *cæcum*, le *côlon* et le *rectum*. Ce dernier correspond seul à l'intestin postérieur des autres Vertébrés, le côlon est une partie surajoutée, et le *cæcum* présente un développement parfois considérable qui l'éloigne beaucoup de ce que l'on observe ailleurs. Le rectum a des parois lisses extérieurement, comme l'intestin grêle, le *cæcum* et le côlon, au contraire, présentent des boursouflures latérales (*haustra*), alternant avec des bandes longitudinales lisses plus ou moins larges. Le *cæcum* est très petit ou manque chez les Manidés, Bradipodidés, Carnivores, Cétodontes, Insectivores et Chiroptères. Chez les Herbivores, il peut atteindre la longueur du corps. Dans ce cas il s'enroule sur lui-même un grand nombre de fois en formant une spire plane. Chez certains Rongeurs, chez les Singes et l'Homme, la partie distale du *cæcum* ne s'accroît pas comme le reste de ce segment intestinal au cours du développement embryonnaire, de sorte qu'elle constitue comme un appendice plus ou moins grêle du *cæcum*, le *processus vermiformis* ou appendice vermiculaire. L'appendice indique sans doute l'existence préalable d'un *cæcum* plus développé chez les ancêtres des animaux qui le possèdent encore. Il est toujours riche en formations lymphoïdes (follicules clos), mais particulièrement chez le Lapin et le Lièvre où il est fort développé et littéralement tapissé de follicules clos, tous réunis les uns aux autres. L'intestin postérieur a la même constitution histologique que l'intestin moyen, mais sa surface interne ne présente point de plis saillants ni de villosités.

ARTICLE II. — ANNEXES DU CANAL ALIMENTAIRE.

§ 1. — Dents.

Les Vertébrés présentent deux sortes de dents : 1^o les dents cornées réservées aux seuls Cyclostomes; 2^o les dents osseuses propres à tous les autres Vertébrés et qui ne manquent qu'exceptionnellement.

Les dents cornées sont des productions purement épidermiques formées par des cellules de l'épiderme, devenues cornées et réunies en lames épaisses, disposées en forme de cônes pointus, à sommet quelquefois recourbé en griffe. Ces dents ne se rencontrent jamais à l'état adulte que chez les Cyclostomes et constituent un des caractères très spéciaux de ces singuliers Vertébrés, éloignés des autres Craniotes par tant de traits de leur structure. Les larves d'Amphibiens Anoures présentent aussi des dents cornées épidermiques temporaires, qui disparaissent à la métamorphose.

Les dents osseuses sont une acquisition propre des Vertébrés et l'on ne trouve chez aucun Invertébré d'organe s'en approchant ou susceptible de les avoir engendrées en se transformant.

Morphologiquement ce sont des écailles placoïdes qui ont subi une adapta-

tion nouvelle et sont appropriées à saisir, déchirer, couper ou broyer des proies.

Comme les écailles placoides, elles commencent sous la forme de simples papilles de la surface du derme qui s'enfoncent dans l'épaisseur de l'épiderme en prenant de bonne heure la forme de l'organe osseux qu'elles sont destinées à engendrer. Au-dessus de ces papilles la couche profonde de l'épiderme forme une membrane adamantine qui sécrète une couche d'émail, tandis que les cellules de la papille, devenues des odontoblastes, engendrent l'ivoire (voy. p. 150).

Les dents primitives du type placode peuvent être répandues sur toute la surface de la cavité buccale et même se prolonger dans l'intestin pharyngien, mais les dents proprement dites se limitent à des surfaces soutenues par des plans squelettiques sous-jacents, capables, par leur solidité et leur résistance, d'augmenter leur effet utile; ces plans sont fournis par les différents os ou cartilages des mâchoires supérieure et inférieure et du palais et dans certains cas par le vomer.

Les différentes étapes de l'évolution de la denture des Vertébrés peuvent

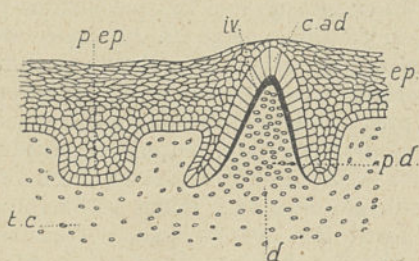


FIG. 216. — Production de dents aux dépens de papilles épidermiques enfoncées dans le tissu conjonctif (schématique).

ad., couche adamantine; — d., dent; — ép., épiderme; — iv., ivoire; — p. d., pulpe dentaire; — p. ép., papille épidermique; — t. c., tissu conjonctif.

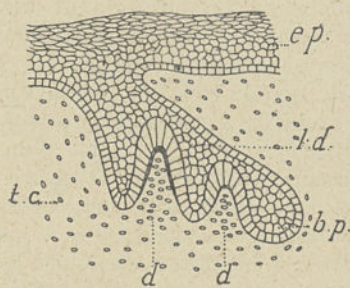


FIG. 217. — Strobile ou lame dentaire produisant des rangées successives de dents (schématique).

b. p., bourgeon de prolifération de la lame dentaire; — d. d., dents en voie de formation sur cette lame; — ép., épiderme; — l. d., lame dentaire; — t. c., tissu conjonctif.

être établies comme suit, d'après R. BURCKHARDT. La muqueuse buccale produit partout des dents semblables aux écailles placoides, irrégulièrement distribuées et qui peuvent être remplacées après usure (dents muqueuses des Sélaciens). Certaines écailles prennent des caractères spéciaux par suite de leur taille et de leur localisation sur certains points en rapport avec le squelette. Dès lors, à cause de leur grosseur, leur développement est porté de la surface dans la profondeur; l'ébauche de la dent est représentée par un bourgeon de l'épiderme qui s'enfonce dans le derme et au fond duquel se différencie la lame adamantine (fig. 216). Ce bourgeon épithélial peut rester simple ou former un cordon ou strobile dentaire qui est susceptible d'engendrer successivement plusieurs dents. C'est là ce qu'on observe pour former les dents assez irrégulièrement implantées de beaucoup de Téléostéens. Lorsque la denture se régularise et forme des rangées définies de dents juxtaposées, comme chez les Sélaciens par exemple, la production de celles-ci ne s'effectue plus par des strobiles isolés, mais à l'aide d'un pli continu de l'épithélium, la *lame dentaire*, qui s'enfonce dans l'épais-

seur du bord buccal. Dans la lame dentaire, des dents se produisent d'une manière continue par un processus rappelant absolument la formation des écailles placoides (papille dermique enfoncée dans l'épiderme) et ces dents viennent successivement au jour, toutes celles d'une même rangée émergeant simultanément. On trouve par suite, sur le bord libre de la bouche, plusieurs rangées successives de dents, d'âge différent, dont les plus externes sont usées et prêtes à tomber, tandis que les plus jeunes, plus internes, ne sont pas encore entrées en fonction et sont couchées contre le bord interne de la bouche.

A un stade plus avancé de l'évolution, le nombre des dents fonctionnant ensemble devient limité, chaque dent se perfectionne et naît plus profondément dans le derme. La lame dentaire n'est plus simple et continue comme chez les Sélaciens, mais devient irrégulière et fenêtrée parce qu'elle produit, dans certains points de sa surface, des bourgeons dentaires isolés et non confondus avec elle comme c'était le cas jusqu'alors. Ces bourgeons dentaires constituent

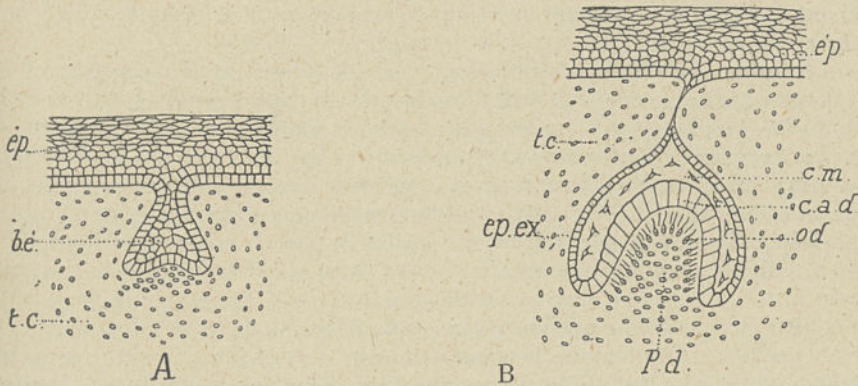


FIG. 218. — Formation des organes de l'émail.

A, premier stade, production du bourgeon de l'organe de l'émail. — B, achèvement et séparation de l'organe de l'émail.

b. é., bourgeon de l'organe de l'émail; — c. ad., couche adamantine; — c. m., couche muqueuse; ép., épiderme; — ép. ex., épithélium externe de l'organe de l'émail; — od., odontoblastes; — p. d., pulpe dentaire; — t. c., tissu conjonctif.

les *organes de l'émail* qui se séparent plus ou moins complètement de la lame dentaire. La production d'organes de l'émail distincts s'observe déjà chez les Reptiles, et notamment dans les générations dentaires tardives des Crocodiles. L'organe de l'émail ainsi isolé constitue un véritable germe dentaire; en effet, il ne donne pas seulement la couche de substance dure qui porte le nom d'émail, mais il individualise la papille dermique qui fournit l'ivoire, donne à la dent sa forme et dirige son développement. Il existe toujours, même lorsque l'émail ne se développe pas, et il se conserve pendant toute la vie — sous la forme d'un anneau épithélial — à la base de la couronne des dents à développement continu. La présence d'organes de l'émail peut s'allier avec un remplacement des dents s'effectuant pendant toute la vie, de sorte qu'il y a un grand nombre de générations dentaires se succédant au cours de cette dernière (polyphyodontie). Mais on peut aussi observer un petit nombre seulement de générations dentaires se succédant au début de la vie (oligophyodontie de maints Lézards).

Chez la plupart des Mammifères le nombre des générations dentaires venant au jour est limité à deux (diphyodontie). Il y a une génération de dents de lait (*lactéales*) et une de dents permanentes, puis des traces d'une génération précédente (*prélactéale*) et d'une suivante (*post-permanente*).

Chez certains Mammifères une seule génération de dents fonctionnelles s'observe (monophyodontie); enfin la formation des dents peut disparaître tout à fait et il y a seulement, mais pas toujours, des rudiments de dents isolés ou de génération dentaire (anodontie). L'anodontie est terminale, mais il va sans dire que l'on ne trouve pas chez les Vertébrés qui la présentent tous les stades de développement ou de régression des dents (R. BURCKHARDT). On peut ajouter que dans beaucoup de cas d'anodontie, l'admission de restes dentaires très peu développés, par exemple d'une trace de lame dentaire chez les Oiseaux, est basée sur une interprétation contestable de certaines dispositions de l'épithélium.

Telle est la marche générale de l'évolution dentaire; il faut envisager maintenant de plus près quelques questions se rapportant à la forme des dents et à leur remplacement.

La forme des dents est infiniment variable, parce qu'elles constituent un des organes les plus adaptatifs de l'organisme. On peut cependant, en vue de la simplicité, les diviser en deux groupes : les dents simples, les dents compliquées.

Les premières (dents simples) répondent à celles de la plupart des Poissons, des Amphibiens et des Sauropsidés et à quelques dents des Mammifères, les incisives et les canines. Elles présentent la forme simple d'un cône plus ou moins aplati latéralement à bords lisses ou denticulés, parfois pourvus de denticules assez saillants, mais néanmoins n'indiquant aucune subdivision de la dent qui reste simple. Ces dents, surtout destinées à saisir et à maintenir la proie ou à la couper, présentent ou non une racine suivant leur mode de développement. Il n'y a pas de racines lorsque la dent naît à la surface du derme, ou dans un strobile qui n'est point enfoncé dans une dépression des os destinée à le recevoir. Dans ce cas, lorsque le développement de la dent est achevé, celle-ci se soude par sa base à l'os qui la supporte et se confond entièrement avec lui. C'est le cas pour les dents des Téléostéens, des Amphibiens et de nombreux Lézards. Lorsque, au contraire, la lame dentaire est reçue dans une gouttière de l'os destiné à supporter les dents, il se fait une racine. Celle-ci est plus ou moins développée, elle est de plus ouverte ou fermée selon que le développement de la dent est continu, ou au contraire limité. Dans les dents à accroissement continu la racine reste largement ouverte à son extrémité et la pulpe qu'elle renferme est toujours en continuité avec les tissus voisins. Lorsque l'accroissement est limité, la racine se ferme à peu près complètement, ne laissant qu'un orifice étroit pour la pénétration des vaisseaux et des nerfs.

Les dents compliquées, contrairement aux précédentes, s'éloignent beaucoup de la forme conique primitive et présentent une surface très mouvementée en même temps que, chez les Mammifères du moins, deux ou plusieurs racines. Des dents compliquées, mais dépourvues de racines, se rencontrent chez certains Poissons (Holocéphales, Dipneustes) où elles résultent manifestement de la soudure de dents voisines qui se sont agglomérées. Des dents compliquées radiculées sont représentées par les molaires des Mammifères. La formation de ces dernières a donné lieu à des explications contradictoires, entre lesquelles il est difficile de prendre parti. Pour GIEBEL, GAUDRY, KÜKENTHAL, etc., les molaires des Mammifères dérivent de la fusion de dents reptiliennes simples,

coniques, dont deux ou plusieurs rangées se seraient confondues; ainsi s'expliquerait la multiplicité de leurs racines. Pour d'autres, au contraire (COPE, OSBORN, LECHE) elles se sont formées par différenciation. Cette manière de voir a été éloquemment défendue par les paléontologistes américains COPE et OSBORN, qui en ont donné une illustration très abondante, puisée dans la préhistoire des Mammifères.

Pour ces auteurs les molaires dérivent d'un simple cône aplati qui se renforce à chaque extrémité d'une pointe située dans le même plan que la pointe initiale, c'est le *stade triconodonte* (ex. : *Triconodon*, *Phoques*, *Thylacinus*).

Les trois pointes ont reçu les noms de protocône, paracône et métacône à la mâchoire supérieure, de proto-, para-, métaconoïde à l'inférieure.

A un stade suivant (*st. trituberculaire*), un bord (cingulum) entoure la couronne et forme une quatrième pointe, l'hypocône-hypoconoïde. Deux des trois pointes primitives se transposent dans un plan différent de celui qu'occupe la pointe médiane et se disposent avec elle en un triangle (ex. : Insectivores, Lémures).

La dent trituberculaire portée à quatre pointes par l'hypocône-hypoconoïde permet de passer directement à celle des Primates, elle conduit aussi à des différenciations plus compliquées. En effet, à un stade plus avancé, la plateforme portant l'hypocône s'élargit en un talon muni d'un hypoconule-hypoconulide, et d'un ectocône-ectoconulide, et ainsi est obtenue la dent sextuberculée des Ongulés primitifs. Ces données ne sont présentées ici qu'à titre d'indication et je renvoie pour une étude plus détaillée à la bibliographie; mais il est utile d'ajouter quelques mots sur les formes principales des molaires et sur leur relation avec le mode de fonctionnement. Nous suivrons pour cela de très près la description de ZITTEL.

Le point de départ de la denture des Carnivores peut être aisément fourni par les dents triconodontes. Chez eux, en effet, les molaires servent à couper la proie et à broyer les os. Pour la première fonction il faut des dents à couronne étroite, aplatie latéralement, tranchante et à plusieurs pointes. Pour la seconde il faut des couronnes larges, pourvues de tubercules pointus. Chez tous les Carnivores et les Insectivores les molaires antérieures ont des couronnes coupantes à plusieurs pointes (*sécodontes*), agissant comme les branches d'une paire de ciseaux, les dents inférieures étant embrassées par les supérieures qui font saillie au-dessus d'elles. Le mouvement de la mâchoire inférieure est vertical (orthal) et le condyle est transversal.

La denture des Herbivores, infiniment plus compliquée, peut se déduire aussi assez aisément de dents trituberculaires avec hypocône, c'est-à-dire à quatre pointes. Ces dernières à couronne large, munie de quatre pointes coniques, sont caractéristiques d'un régime mixte. Ce sont les dents *bunodontes*. Lorsque le régime herbivore pur s'établit, les tubercules, aussi bien dans les dents quadrituberculaires que dans celles à six tubercules, prennent la forme d'un V en formant deux arêtes convergentes de bordure, première indication des collines plus ou moins compliquées qui se produisent peu à peu par le développement des branches du V et la rencontre de leurs extrémités, ou par la réunion directe des tubercules par des crêtes transversales droites ou arquées. Les dents à couronne pourvue de semblables collines sont les dents *lophodontes*.

« Le mouvement de la mâchoire inférieure exerce une influence essentielle sur la formation et la direction de ces lignes saillantes et de ces collines; si cette mâchoire se meut pendant la mastication, comme chez la plupart des Ongulés,

de dehors en dedans (ectalement) ou de dedans en dehors (entalement), alors les tubercules en V sont disposés l'un derrière l'autre suivant l'axe longitudinal de la dent, et les crêtes latérales des tubercules, ainsi que les collines transversales, sont obliques sur eux. Très fréquemment les pointes des tubercules en V s'arrondissent et forment alors des collines semi-lunaires (*dents sélénodontes*). Si

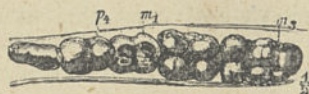


FIG. 219. — *Dents quadrituberculaires (bunodontes) de la mâchoire inférieure de Palaeochoerus, d'après ZITTEL.*

dans la mastication la mâchoire inférieure va, comme chez la plupart des Rongeurs, d'avant en arrière (mastication proale), le condyle se déplaçant dans une gouttière longitudinale de la base de l'os temporal, les collines sont placées perpendiculairement à l'axe longitudinal. Cette disposition des collines se voit aussi chez les Proboscidiens dont la mâchoire inférieure se meut d'arrière en avant (palinalement). » (ZITTEL).

Il faut ajouter encore quelques mots sur la denture des Mammifères. Ces derniers sont monophyodontes, diphyodontes ou anodontes, mais ces divers états

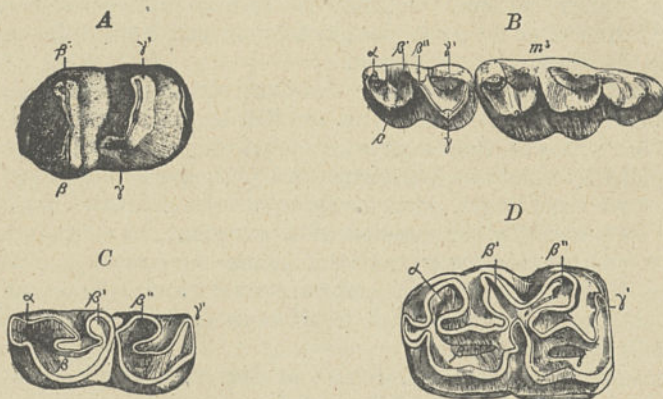


FIG. 220. — *Dents quadrituberculaires (lophodontes) de la mâchoire inférieure de différents Ongulés, d'après ZITTEL.*

A, dernière molaire d'*Hyrachyus*, les tubercules internes et externes sont unis par de simples collines transversales (dent lophodonte primitive). — B, les deux dernières molaires d'*Anoplotherium*, les tubercules externes sont semi-lunaires (sélénodontes). — C, molaire inférieure de *Merychippus*. — D, molaire inférieure d'*Equus*.

ne sont point parfaitement séparés les uns des autres et il y a entre eux des transitions.

Il y a monophyodontie vraie ou pure lorsque les dents appartiennent à une seule série et en particulier à la première série de dents capables de fonctionner que l'on rencontre chez les Mammifères, c'est-à-dire à la série lactéale.

C'est le cas des Cétodontes qui gardent toute la vie leurs dents de lait. A côté de ces monophyodontes vrais, il en est d'autres qui ne méritent point cette qualification, bien qu'ils n'aient qu'une seule série de dents, mais ces dents appartiennent à la seconde dentition. Tels sont les Oryctéropes dont les dents de lait se développent et se calcifient mais ne percent jamais la gencive. Ils sont donc monophyodontes à une observation superficielle, mais se révèlent comme des diphyodontes incontestables, si l'on prend ce terme comme exprimant la possession de deux séries successives de dents. Toutefois, il vaut mieux réserver le nom de diphyodontes, comme l'a fait LECHE, aux animaux chez lesquels on observe, fonctionnant simultanément, des dents de deux séries différentes.

La diphyodontie ainsi définie se présente sous des formes diverses : il y a d'abord des animaux où elle est à peine marquée, tels sont les Marsupiaux chez lesquels une seule dent (une prémolaire) est remplacée, tout le reste de la denture est formé de dents de lait qui se conservent toute la vie. Chez *Boryhæna*, la diphyodontie est plus marquée, les incisives, les canines et deux prémolaires sur quatre sont remplacées, les deux dernières prémolaires, et les molaires naturellement appartiennent à la dentition de lait. Enfin, chez la plupart des Mammifères, le remplacement porte sur un plus grand nombre de dents et en particulier sur toutes les incisives, les canines et les prémolaires. Seules les molaires ne sont pas remplacées et appartiennent à la dentition de lait, mais elles voient leur apparition retardée bien après celle des autres dents appartenant à la même série.

POUR KOWALEWSKI, SCHLOSSER, KÜKENTHAL, RÖSE, SCHWALBE, etc., la diphyodontie des Mammifères est le reste de la polyphyodontie des Vertébrés inférieurs, et les deux dentitions extrêmes, pré lactéale et post-permanente, ne sont que des restes à peine indiqués de cette disposition. LECHE est d'un avis un peu différent et pense que la répartition des dents en dentitions successives bien distinctes s'est formée peu à peu et que si elle est déjà indiquée chez les Reptiles, elle n'arrive que chez les Mammifères à son expression complète. La formation de nouvelles dentitions et la prépondérance des dents de remplacement sur les dents de lait est une acquisition propre aux Mammifères.

§ 2. — Langue.

La langue est un organe impair du plancher de la bouche qui s'observe dans la grande majorité des Vertébrés, mais qui n'est pas identique dans toutes les classes et tire son origine de diverses sources.

Chez les Poissons il n'existe pas de langue douée de mouvements propres, et l'on observe seulement une saillie plus ou moins prononcée du plancher buccal formée par la portion de la muqueuse recouvrant la copule hyoïdienne, ou une pièce squelettique qui prolonge cette dernière en avant, l'entoglosse.

Chez les Cyclostomes la langue est, au contraire, fort compliquée et munie de muscles très développés qui en font un puissant organe de succion, ou même de perforation, lorsque son extrémité libre est munie de dents cornées en forme de crochets. Elle n'est pas directement comparable à celle des autres Vertébrés.

A partir des Amphibiens la langue devient plus forte que chez les Poissons et acquiert des muscles qui manquent seulement dans des cas spéciaux de

régression. Chez les larves de ces animaux elle est représentée simplement par une élevure du plancher de la bouche qui répond à la langue des Poissons et forme la partie postérieure ou *copulaire* de la langue de l'adulte. Immédiatement en avant de cette partie se trouve l'ébauche de la thyroïde, puis cranialement à cette dernière et entourant la partie copulaire en avant et sur les côtés, il existe une bande de la muqueuse buccale, le *champ glandulaire*, caractérisé par la présence de glandes en tubes et qui, s'accroissant lors de la métamorphose jusqu'au niveau de la portion copulaire, se soude avec elle et forme la plus grande partie de la langue définitive (*partie précopulaire*). La langue est très variable dans sa forme et dans ses dimensions; très fréquemment elle est soudée au plancher de la bouche par son extrémité craniale, tandis que son extrémité caudale libre peut être projetée au dehors, puis ramenée dans la bouche pour la capture des proies.

A partir des Amphibiens on trouve toujours dans la langue une partie précopulaire et une partie copulaire. La première n'est pas cependant complètement homologue de celle des Amphibiens, car à partir des Sauropsidés elle est fournie par une éminence du plancher du premier arc, le tubercule impair qui est innervé par une branche de la V^e paire, tandis que la portion précopulaire de la langue des Amphibiens paraît simplement dérivée d'une partie de l'entoderme buccal, et le trijumeau ne prend aucune part à son innervation.

Chez tous les Amniotes la langue est formée de deux ébauches, le tubercule impair, situé sur le plancher du premier arc entre celui-ci et la partie médiane du second arc, et une ébauche postérieure formée de deux bourrelets appartenant au deuxième et au troisième arcs viscéraux (voy. fig. 54). Le tubercule impair, aidé chez les Sauropsidés de petites saillies latérales, forme la pointe de la langue, l'ébauche postérieure en forme la racine.

La langue ainsi constituée présente une série de formes très variées suivant les adaptations spéciales; chez les Mammifères toutefois, sa structure se complique et donne lieu à des problèmes morphologiques encore pendants. Il existe, en effet, chez certains Mammifères (*Stenops*) une saillie assez marquée de la face ventrale de la langue, possédant parfois un squelette cartilagineux, c'est la *sous-langue* ou langue accessoire inférieure qui se rencontre chez les Marsupiaux, Prosimiens, Simiens, Anthropoïdes et chez l'Homme où elle ne se manifeste plus que par deux replis parallèles, les *replis frangés* courant de chaque côté de la face ventrale de la langue. Chez d'autres Mammifères la sous-langue manque, mais on observe dans l'épaisseur de la langue un cordon fibreux renfermant parfois un cartilage, et formant un appareil de soutien (*lyssa*), qui représente pour certains auteurs un reste de la sous-langue.

GEGENBAUR pense que la sous-langue était l'organe lingual des Mammifères primitifs, qu'elle a subi une atrophie dont on suit les traces dans la série sus-indiquée et qu'elle est remplacée par la langue proprement dite qui est une acquisition nouvelle des Mammifères. Mais cette manière de voir n'est pas unanimement admise et OPPEL regarde, au contraire, la sous-langue comme une acquisition réalisée par certains ordres de Mammifères seulement. Voyez pour cette question la bibliographie.

Au point de vue de son innervation la langue est reliée à plusieurs paires craniennes, savoir : pour l'innervation sensorielle à la VII^e et à la IX^e paires (principalement à cette dernière) chez les Amphibiens; chez les Amniotes s'y ajoute la V^e paire pour l'innervation de la pointe (sensibilité générale). L'inner-

vation musculaire est fournie par l'hypoglosse là où il existe, et chez les Ichthyopsidés par les nerfs du plexus cervical chargés de la musculature hypobranchiale d'où les muscles de la langue sont dérivés.

§ 3. — Glandes annexes du Canal alimentaire.

Ce sont les glandes de l'intestin buccal (salivaires), le foie, le pancréas, et chez les Poissons les appendices pyloriques.

A. Glandes de l'intestin buccal. — Ces glandes manquent aux Poissons qui vivent dans l'eau et qui n'ont pas besoin de mouiller leurs proies pour en faciliter la déglutition. Cependant, dans des cas spéciaux et par adaptation, des glandes peuvent apparaître dans la bouche de Vertébrés très inférieurs; ainsi, il existe chez les Lamproies une paire de glandes buccales dont la sécrétion contient un ferment des albuminoïdes.

Chez les Amphibiens les premières glandes buccales se montrent sous la forme d'une volumineuse glande en tube qui se place entre les parois médiales des sacs olfactifs, la glande intermaxillaire ou *internasale* (WIEDERSHEIM), qui s'observe chez la plupart des Urodèles et chez les Anoures. Chez les Gymnophiones il y a des glandes labiales.

Parmi les Reptiles on trouve chez les Crocodiles des glandes palatines qui correspondent peut-être à la glande internasale des Amphibiens. Chez les Sauriens, il y a des glandes développées dans le plancher de la bouche (glandes sublinguales), et des glandes labiales supérieures et inférieures. Les glandes labiales supérieures se divisent en deux groupes, l'un antérieur qui donne la glande prémaxillaire, l'autre postérieur, qui devient la glande du venin, très développée chez certains Serpents et pourvue de muscles propres. Cette glande, bien que placée dans un point correspondant à celui qu'occupe la parotide des Mammifères, n'a rien de commun avec cette dernière.

Chez les Oiseaux il y a dans le plancher de la bouche des petits groupes de glandes répondant vraisemblablement aux sublinguales des Reptiles, bien que leur innervation soit différente, mais ces glandes sont peu développées.

Avec les Mammifères, qui mâchent longuement leur nourriture, apparaissent des glandes salivaires plus développées, dont l'une, fort importante par son volume, la parotide, paraît une acquisition propre à ces animaux. Ces glandes sont au nombre de quatre principales : 1° La parotide qui siège au-devant du conduit auditif externe et qui possède un canal excréteur bien développé (canal de Stenon); 2° la glande sous-maxillaire qui siège sous le muscle mylo-hyoïdien et se déverse dans la bouche par un canal commun avec; 3° une autre glande voisine, la rétro-linguale; 4° la glande sublinguale placée entre la langue et le bord alvéolaire des dents. La glande rétro-linguale manque chez le Lapin, le Lièvre, le Cheval et l'Ane (WIEDERSHEIM). La sublinguale fait défaut à quelques Rongeurs.

Les glandes salivaires manquent complètement chez les Cétacés qui sont les Mammifères les plus complètement adaptés à la vie aquatique et sont très régressées chez les Pinnipèdes, moins exclusivement aquicoles.

B. Foie. — Le foie est une glande volumineuse d'une très haute importance fonctionnelle à cause de son double rôle de glande élaborant des produits ser-

vant à la digestion des aliments et de glande vasculaire sanguine agissant sur la composition du sang venu de l'intestin et qui la traverse.

Il naît sous la forme d'une évagination longitudinale de la paroi ventrale du canal entodermique, située exactement en arrière du sinus veineux (voy. fig. 38). Cette évagination, d'abord largement ouverte dans la cavité de l'intestin primitif, s'en sépare peu à peu par effacement de la partie craniale de son pédicule, dont la portion caudale persiste seule pour former les conduits évacuateurs de la sécrétion hépatique, tandis que la portion craniale de l'ébauche engendre le parenchyme sécréteur. Cette partie craniale de l'ébauche hépatique donne chez les Sélaciens où elle présente un développement typique, deux évaginations latérales qui représentent la première ébauche des deux lobes du foie. Chacun d'eux se place au voisinage immédiat de la veine omphalo-mésentérique correspondante avec laquelle il contracte des rapports de plus en plus étroits. En effet, chaque évagination prolifère abondamment en formant des tubes épithéliaux à lumière très étroite qui végètent dans l'épaisseur de la veine omphalo-mésentérique et la découpent en capillaires irréguliers, anastomosés entre eux, avec lesquels ils s'enchevêtrent d'une manière d'autant plus serrée que dans la plupart des Vertébrés ces tubes épithéliaux s'anastomosent entre eux en formant un réticulum dans les mailles duquel circulent les capillaires sanguins.

Ainsi, dès le début du développement, se manifeste le double caractère du foie de glande à sécrétion externe et de glande à sécrétion interne. La glande à sécrétion externe est représentée par les tubes épithéliaux proliférés par l'ébauche et qui viennent déverser leurs produits dans le canal intestinal, la glande à sécrétion interne par l'entrelacement intime des tubes épithéliaux avec les capillaires des veines omphalo-mésentériques. Ces veines sont en effet coupées en deux parties reliées seulement par un réseau capillaire intimement mêlé au parenchyme hépatique, et comprennent désormais une partie périphérique qui représente les veines intestinales (veine porte, veine afférente pour le foie), et une partie centrale (veines hépatiques, veines efférentes du foie). Le foie se trouvant ainsi placé sur le trajet du sang intestinal joue un rôle dans l'élaboration de ce dernier, retenant des poisons ingérés ou des matériaux de réserve qu'il conserve pour les délivrer au fur et à mesure des besoins.

Le développement histologique du parenchyme hépatique présente des degrés de complication bien différents. Dans le cas le plus simple, réalisé seulement chez les Cyclostomes, le tissu hépatique est représenté par des tubes épithéliaux abondamment ramifiés, mais dont toutes les branches se terminent librement en cul-de-sac, sans contracter d'union entre elles. Chez les Sélaciens et les Amphibiens les tubes épithéliaux après s'être branchés s'anastomosent largement entre eux, formant un réticulum. Chez les Oiseaux ce réticulum se rencontre aussi, mais la forme tubulaire primitive est moins bien conservée et la prolifération du tissu hépatique se fait par des cordons épithéliaux pleins dans lesquels les conduits excréteurs très grêles se creusent ensuite. Enfin, chez les Mammifères, au foie réticulé fait suite le foie lobulé, constitué par le groupement nouveau des cellules hépatiques, prenant pour centre les veinules d'origine des veines hépatiques autour desquelles elles s'ordonnent radiairement, de même que les capillaires étendus entre les terminaisons de la veine porte et les origines des veines hépatiques. BRAUS, qui a suivi soigneusement le développement histologique de cette modification, l'attribue à l'influence du diaphragme musculaire qui, déterminant dans la cavité thoracique la diminution

de pression bien connue, entraînerait la formation de centres d'appel du sang au niveau de chaque veinule efférente, laquelle deviendrait le centre du lobule hépatique.

La disposition des conduits biliaires qui font suite aux cordons anastomosés ou aux lobules présente de grandes variétés. En général, ces conduits débouchent tous dans deux canaux, les canaux hépatiques, qui se réunissent eux-mêmes en un seul. Sur ce dernier une évagination très marquée forme une vésicule (*vésicule biliaire*) et la partie du conduit située entre elle et l'intestin prend le nom de *canal cholédoque*. La vésicule biliaire peut manquer chez certains animaux tandis qu'elle existe dans les espèces voisines. Il peut aussi exister un canal biliaire direct, canal hépato-entérique, se jetant dans l'intestin sans se rendre dans la vésicule.

La forme du foie est très variable de même que la disposition de ses canaux excréteurs. Chez les Myxinoïdes il est composé de deux lobes discoïdes absolument distincts, l'un de l'autre; chez les Ammocètes il forme deux lobes distincts réunis par leur extrémité craniale. Au moment de la métamorphose de l'Ammocète en Lamproie les voies biliaires s'atrophient et le foie ne verse plus la bile dans l'intestin. Il prend alors une couleur verte très nette, et continue à fonctionner seulement comme glande vasculaire sanguine et comme réservoir pour la graisse qui s'accumule en grande quantité dans les cellules hépatiques.

Chez les Poissons le foie forme en général deux lobes ne différant l'un de l'autre que par de menus détails dus à la présence des organes voisins qui impriment à la surface de l'un ou de l'autre une forme spéciale.

A partir des Amphibiens le foie présente une forme moins régulière et des lobes plus nombreux.

Chez les Mammifères le foie offre d'abord, chez l'embryon, une lobulation correspondant à la distribution des veines omphalo-mésentériques et ombilicales sur le trajet desquelles il se développe. (Cette lobulation ne se manifeste que dans sa partie caudale parce que ses lobes sont confondus en avant cranialement). Chez l'Homme il y a d'abord un lobe médio-ventral résultant de la confluence de deux lobes latéraux ventraux ou ombilicaux développés autour des deux veines ombilicales, et deux lobes dorso-latéraux formés autour des deux veines omphalo-mésentériques (SWAEN et BRACHET), mais cette lobulation se modifie chez l'adulte, parce qu'il se forme secondairement des lobes accessoires par des proliférations locales de tissu (lobe de Spiegel, lobe de la veine cave inférieure) et parce que les bords du foie se découpent secondairement, donnant lieu à une lobulation toute nouvelle.

C. Pancréas. — Le pancréas est une glande de l'intestin présentant grossièrement l'aspect des glandes salivaires, d'où le nom de glande salivaire abdominale qui lui est donné par les Allemands. Le pancréas paraît répondre à plusieurs glandes distinctes, peut-être même à un très grand nombre de glandes disposées en anneau tout autour de l'intestin (A. WEBER), mais dans la plupart des Vertébrés actuels ces glandules initiales sont concentrées en trois points ou dans trois ébauches, dont deux ventrales et une dorsale, qui ne se développent pas toutes également. Les deux ébauches ventrales siègent très près de l'ébauche hépatique et sont même souvent confondues tout d'abord avec sa partie la plus caudale, l'ébauche dorsale est représentée par une extroflexion dorsale de l'entoderme siégeant en un point diamétralement opposé à l'ébauche hépatique.

Chez les Vertébrés anciens (Cyclostomes, Sélaciens), il n'y a qu'une ébauche

dorsale, les ventrales manquent. De plus, chez les Cyclostomes, le pancréas dorsal est peu développé et ne fait guère saillie en dehors des tuniques intestinales. Chez les Sélaciens il est bien développé et a la structure typique.

Lorsque les trois ébauches existent, elles se développent rarement toutes avec la même vigueur et l'une ou l'autre peut n'être que transitoire. Les ébauches persistantes se fusionnent par leur partie distale, gardant cependant chacune un canal excréteur distinct qui s'ouvre indépendamment dans l'intestin, mais il peut arriver aussi que l'un des deux conduits excréteurs s'atrophie, l'autre s'emparant des canalicules de second ordre qui y aboutissaient, et il n'y a plus qu'un seul canal excréteur qui peut s'unir au cholédoque pour déboucher dans le canal intestinal.

LANGERHANS a décrit dans le pancréas de petits îlots dépourvus de canaux excréteurs dont la signification a été beaucoup discutée. OPPEL les considère comme des restes d'un pancréas primitif auquel se serait substitué le pancréas actuel pourvu de voies d'excrétion, mais cette opinion est peu probable après les données de LAGUESSE montrant la possibilité d'un balancement fonctionnel de ces îlots, qui tantôt s'isoleraient comme tels, tantôt passeraient dans la constitution des cavités sécrétantes du pancréas, et ainsi de suite un certain nombre de fois. Il est vraisemblable qu'ils sont chargés de la sécrétion interne du pancréas (îlots endocrines, LAGUESSE).

D. Appendices pyloriques. — Les appendices pyloriques sont des évaginations en doigt de gant de la muqueuse intestinale, dans la région pylorique, qui se rencontrent seulement chez les Poissons, et pas chez tous, et avec des formes et des dispositions multiples. Ils manquent dans l'immense majorité des Sélaciens, chez les Dipneustes, chez certains Ganoïdes et chez beaucoup de Téléostéens (Cyprinidés, Siluridés, Plectognathes, Lophobranches, Brochets). Leur nombre peut varier de un (*Lophius*, quelques Sélaciens), deux (*Læmargus*, *Zoarces*, *Rhombus*, etc.), trois (*Percidæ*) et quatre (*Sargus*, *Box*, *Cottus*), à une quantité considérable (191 chez *Scomber*, SCHIMKEWITSCH). Groupés d'habitude autour du pylore, ils peuvent s'étendre sur une certaine longueur de l'intestin moyen chez *Chælossus* et sécrètent tantôt du mucus, tantôt un liquide actif dans la digestion

BIBLIOGRAPHIE

Dents cornées. — J. BEARD. *The nature of the Teeth of Marsipobranch Fishes.* Zoolog. Jahrbuch, Bd III, 1889. — ROYER, HÉRON et CH. VAN BAMBEKE. *Le vestibule de la bouche chez les Tétards*, etc. Archiv. de Biologie, T. IX, 1899. — H. KEIFFER. *Recherches sur la structure et le développement des dents et du bec cornés, chez Alytes Obstetricans.* Arch. de Biologie, T. IX, 1899. — M. JACOBY, *Die Hornzähne d. Cyclostomen*, etc. Arch. f. mikros. Anat., Bd XLIII, 1894.

Dents osseuses. — On trouvera une bibliographie étendue dans A. PRENANT. *Éléments d'embryologie*, T. II, 1896. Voyez aussi : H.-F. OSBORN. *Evolution of Mammalian Molars to and from Tritubercular Type.* Americ. Naturalist, 1888. — LECHE, *Studien über die Entwick. d. Zahnsystems d. Säugethiere.* Morpholog. Jahrb., Bd XIX, 1892. — W. KÜENTHAL. *Zur Dentitionenfrage.* Anat. Anzeig., Bd X et XI. — C. RÖSE. *Das Zahnsystem d. Wirbelthiere.* Ergebn. d. Anat. und Entwickel., 1894. — G. SCHWALBE. *Ueber Theorien der Dentition.* Verhandl. Anatom. Gesellsch., 1894. — C. RÖSE. *Ueber die verschied. Abänderun. d. Hartgewebe*, etc. Anatom. Anzeig., Bd XII, 1897. — CH. TOMES. *A Manuel of dental Anatomy*, etc. London, 1898. — A. CHIGI, *Intorno ad alcune produzioni epiteliali nel becco dei papagalli.* Anatom. Anzeig., Bd XXI, 1902. — R. BURCKHARDT. *Die Entwickel. d. Verknöcherung. d. Integum. und der Mundhöhle in Handb. d. v. und exp. Entwickel. Lehre O. Hertwig's*, Bd II, T. L., 1902. — P. ADLOFF. *Zur Frage nach d. Entstehung d. heutigen Säugetierzahnformen.* Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol., Bd V, 1903. — W. LECHE. *Ueber*

Zahnwechsel bei Säugetieren, etc. Zoolog. Anzeig., Bd XXVII, 1904. — J.-C. WILSON and J.-P. HILL. *Observations on Tooth Develop. in Ornithorhynchus*. Quarterly Journ. of micros. Science, Vol. 51, Part 1, 1907. — W. LECHÉ. *Zur Entwickel. d. Zahnsystems d. Säugetiere*. Zoologica, Bd XX, 1907. — P. ADLOFF. *Das Gebiss d. Menschen*, etc. Berlin, Springer, 1908. — W. LECHÉ. *Zur Frage nach d. Stammesgeschichtl. Bedeutung d. Milchgebisses*. Zoolog. Jahrbuch, Bd XXVIII, 1909.

Langue. — C. GEGENBAUR. *Zur Phylogenese d. Zunge*. Morphol. Jahrbuch, Bd XXI, 1894. — J. NUSBAUM. *Structure de la lyse*, etc. Bulletin Acad. Sciences Cracovie, 1895. — J. NUSBAUM und Z. MARKOWSKI. *Zur vergleich. Anat. d. Stützorgane in d. Zunge*, etc. Anatom. Anzeig., Bd XII et XIII. — A. OPPEL. *Lehrbuch d. vergleich. mikros. Anat. d. Wirbeltiere*, Bd III, 1900. — E. KALLIUS. *Beiträge zur Entwickel. d. Zunge*. Anatom. Hefte, Bd XVI et XXVIII. — E. GAUPP. *Ueber d. Muskelmechanismus b. d. Beweg. d. Froschzunge*. Anat. Anz., Bd XIX, 1901. — J. TOKARSKI. *Neue Tatsachen zur vergleich. Anat. d. Zung.*, etc. Anat. Anzeig., Bd XXV, 1904.

Tube digestif et ses glandes. — M. CAZIN. *Recherches sur la structure de l'estomac des Oiseaux*. Thèse sciences, Paris, 1888. — H. BRAUS. *Untersuch. zur vergl. Histologie d. Leber*, etc. Aus Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd II, 1896. — A. BRACHET. *Recherches sur le développement du pancréas et du foie*, etc. Journ. de l'Anatomie, 1896. — P. MAYER. *Ueber den Spiraldarm d. Selachier*. Mittheil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd XII, 1897. — A. OPPEL. *Lehrbuch d. vergl. mikrosk. Anatomie d. Wirbeltiere*, Bd I, Der Magen, 1896; Bd II, Schlund und Darm, 1897; Bd III, Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber, 1900. — E. GIACOMINI. *Sul pancreas dei Petromizonti*, etc. Verhandl. Anatom. Gesellsch., 1900. — K.-E. SCHREINER. *Beitr. z. Histologie und Embryol. d. Vorderdarmes d. Vögel*. Zeitschrift f. Wissensch. Zoolog., Bd LXVIII, 1900. — H.-C. REDEKE. *Die sogenannte Bursa Entiana d. Selachier*. Anatom. Anzeiger, Bd XVII, 1900. — F. MAURER. *Die Entwickel. des Darmsystems in Handb. d. v. und exp. Entwickel. Lehre O. Hertwig's*, Bd II, T. I, 1902. — E. GÖPPERT. *Die Entwickel. d. Mundes und d. Mundhöhle mit Drüsen*, etc. in Handb. d. verg. und exper. Entwickel.-Lehre O. Hertwig's, Bd II, T. 1, 1902. — A. NICOLAS. *Recherches sur le développ. du pancréas... chez le Sterlet*. Arch. de Biologie. T. XX, 1903. — A. WEBER. *L'origine des glandes annexes de l'intestin moyen chez les Vertébrés*. Arch. d'Anat. micros., T. V, 1903. — F. BÉGUIN. *Contrib. à l'étude histol. du tube digestif des Reptiles*. Revue Suisse de Zool., T. 10, 1902. — H. PIPER. *Die Entwickel. von Magen, Duodenum... bei Amia calva*. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abteil., Suppl., 1902. — E. LA-GUESSE. *Le pancréas*, in Revue d'Histologie de Renaut et Regaud, fasc. 4 et 5, 1905-1906.

SECTION II. — APPAREIL RESPIRATOIRE

L'appareil respiratoire des Vertébrés se rattache toujours à l'intestin pharyngien et se présente sous deux formes principales : celle de branchies et celle de poumons.

Les branchies sont des replis de la muqueuse pharyngienne, disposés en lames ou en feuillets, soit à la surface des poches branchiales, soit sur le bord convexe des arcs branchiaux lorsque ceux-ci sont libres et ont la forme simple de cerceaux.

Les poumons sont des évaginations de la paroi pharyngienne qui se développent dans la cavité viscérale dont elles occupent une certaine étendue. Branchies et poumons sont parcourus par un riche réseau vasculaire développé sur le trajet des premières paires d'arcs aortiques (branchies), ou sur celui de la dernière paire seulement de ces arcs (poumons). Ce réseau sert à l'hématose.

Nous étudierons successivement ces deux sortes d'organes.

ARTICLE I. — BRANCHIES.

Les détails donnés à propos des arcs viscéraux font suffisamment connaître la disposition fondamentale de l'appareil branchial et il suffira d'indiquer ici

quelques détails complémentaires en priant le lecteur de se reporter au chapitre II page 63.

Il faut distinguer soigneusement les branchies des Poissons et des Cyclostomes de celles des Amphibiens. On a pendant longtemps opposé les premières sous le nom de branchies entodermiques, aux secondes considérées comme ectodermiques, mais cette opposition ne peut pas être conservée sans réserves. En effet, elle a soulevé certaines objections : d'une part, GÖTTE s'était efforcé de montrer que seules les branchies des Cyclostomes étaient d'origine entodermique, celles des Poissons étant de nature ectodermique, et d'autre part, récemment GREIL a cherché à prouver, en s'appuyant sur les débuts du développement, que le revêtement respiratoire des branchies venait de l'entoderme même chez les Amphibiens. Dans ce cas, l'opposition indiquée ci-dessus tomberait, mais il faut observer qu'il y a, en dehors de l'origine du revêtement épithélial des branchies, bien des questions de forme et de structure qui forcent à séparer nettement celles des Poissons et des Cyclostomes de celles des Amphibiens, comme on le verra par la suite.

On a distingué des branchies externes et des branchies internes, suivant que les feuillets sont attachés à la surface du corps et saillants ou recouverts par l'opercule qui les cache. Cette distinction est peu importante, car il est probable que les branchies externes sont de simples organes d'adaptation développés secondairement dans des cas très divers, tandis que les branchies internes sont les organes respiratoires originels. On observe des branchies externes chez les Amphibiens larvaires et, parmi les Poissons, chez certains Dipneustes (Protoptère, *Lepidosiren*) et chez les Crossoptérygiens (Polyptère, *Calamoichthys*); les branchies dites externes des embryons de Squales ne sont qu'un prolongement externe de la partie distale des lames branchiales internes.

A. — Branchies des Poissons.

Les branchies internes des Poissons se distinguent par leur distribution sur les arcs, par leur forme, et par la constitution spéciale de leurs lamelles respiratoires. La forme de ces branchies est toujours celle de lames saillantes que l'on désigne sous les noms de lamelles ou de feuillets branchiaux. Il vaut mieux les appeler lames branchiales et réserver le nom de lamelles à leurs subdivisions les plus ténues, seules chargées de l'hématose. Au point de vue de leur distribution sur les poches ou sur les arcs, elles se divisent en trois catégories : 1^o branchies en bourse (Cyclostomes); 2^o branchies en table (Elasmobranches); 3^o branchies pectinées.

A. Branchies en bourse. — On a vu plus haut le mode de développement des branchies en bourse et il n'y a rien à ajouter à ce qui a été dit pour les Pétromyzontes.

Chez les Myxinoïdes les branchies en bourse restent constamment en rapport avec l'intestin pharyngien par les conduits branchiaux internes, il ne se fait point de bronche. Les poches branchiales sont en nombre variable de chaque côté, et à la suite de la rangée gauche des poches on observe toujours un canal large et court, qui fait communiquer l'œsophage avec l'extérieur, c'est le conduit *œsophago-cutané*. Ce conduit dérive d'une dernière poche branchiale

gauche, transformée et qui n'a pas de feuillets respiratoires. Chez les *Bdellostomes*, chaque poche s'ouvre individuellement à l'extérieur par un conduit branchial externe propre, de sorte qu'il y a autant d'orifices branchiaux externes que de poches, plus l'orifice œsophago-cutané à gauche. Dans le genre *Myxine*, les conduits branchiaux externes d'un même côté ne s'ouvrent point séparément à l'extérieur, mais se fusionnent en un conduit longitudinal commun qui les reçoit tous et s'ouvre en arrière de la région branchiale par un orifice distinct. L'ouverture du conduit commun des poches de la rangée gauche est placée un peu en dehors de l'orifice du conduit œsophago-cutané. La singularité de la structure de l'appareil branchial des *Myxines* a été atténuée par la découverte faite par DEAN d'un genre intermédiaire, *Paramyxine*, dans lequel les

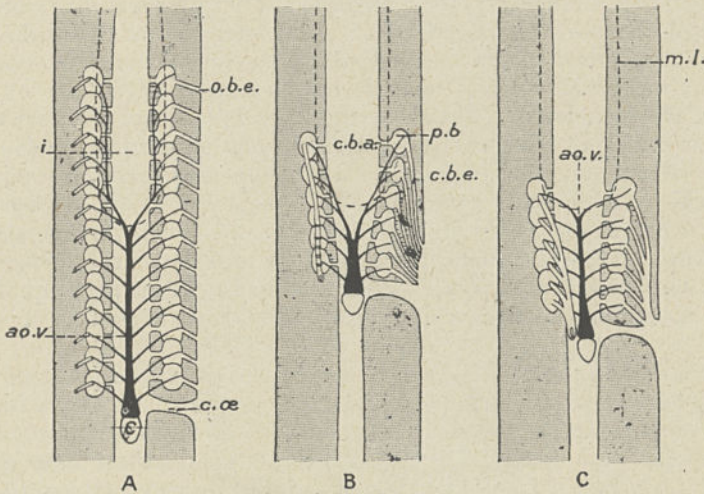


FIG. 221. — Diagrammes de la région branchiale de divers *Myxinoïdes*, vue du côté ventral, d'après BASHFORD DEAN.

A, *Bdellostoma Stouti*. — B, *Paramyxine Atami*. — C, *Myxine glutinosa*.

ao. v., aorte ventrale; — c., cœur; — c. b. a., conduit branchial afférent; — c. b. e., conduit branchial efférent; — c. œ., conduit œsophago-cutané; — i., intestin pharyngien; — m. l., ligne ponctuée marquant la position de la langue; — p. b., poche branchiale.

conduits branchiaux externes des premières poches ne débouchent point en face de la poche à laquelle ils appartiennent, mais se recourbent caudalement, s'allongent beaucoup et viennent s'ouvrir en arrière très près des derniers conduits (fig. 221).

Le nombre des poches branchiales des *Myxinoïdes* est variable, même dans les limites d'une espèce. Ainsi, il est de douze normalement chez *Bdellostoma Stouti*, mais il peut arriver à quinze dans cette espèce; il est de dix à quatorze chez *Bd. polytrema* et tombe chez les autres *Bdellostomes* à six ou sept.

Dans les poches branchiales des *Cyclostomes* les feuillets branchiaux tapissent toute la surface de la poche et sont dirigés horizontalement, d'un orifice à l'autre. La muqueuse qui les porte est séparée du reste de l'arc par un intervalle qui est physiologiquement une véritable cavité séreuse, bien qu'in-

dépendant du cœlome, et qui n'est point du tout, comme on l'a dit trop souvent, un espace sanguin ou lymphatique (*c. p. b.*, fig. 222).

B. Branchies en table. — Les branchies en table tirent ce nom de leur mode de développement qui les dispose en tables aplaties comprises entre les différentes poches. On les a aussi appelées branchies fixes parce que les lames branchiales qui courent à la surface des tables sont fixées sur toute leur longueur au septum branchial. Ces lames sont constituées par des replis de la paroi des poches, disposés radialement à partir du centre de courbure de l'arc cartilagineux qui les porte, centre situé en un point de la cavité pharyngienne. Les lames placées sur chacune des faces d'un arc constituent une hémibranchie, et la disposition pour l'ensemble des arcs est la suivante. L'arc mandibulaire ne porte de lames branchiales que dans la partie dorsale de sa face caudale et à l'état embryonnaire seulement. Cette hémibranchie mandibulaire reçoit bientôt du sang artériel (voy. Circulation), et ne servant plus à la respiration elle devient une *pseudo-branchie* dont la constitution s'éloigne plus ou moins de celle qu'elle possédait à l'état embryonnaire. La poche qui suit l'arc mandibulaire fournit l'évent qui reste large (Raies) ou plus ou moins étroit (Squales), ou même s'obture tout à fait (*Zygæna*). L'arc hyoïdien porte de même une seule hémibranchie caudale qui, avec l'hémibranchie craniale du troisième arc, tapisse la deuxième poche viscérale devenue première poche branchiale vraie. Les troisième, quatrième, cinquième et sixième arcs ont chacun deux hémibranchies. Le septième n'en possède point et ainsi la sixième poche qu'il limite en arrière n'a qu'une hémibranchie craniale fournie par le sixième arc.

C. Branchies pectinées. — Les branchies pectinées ou libres sont représentées par des lames aplaties, triangulaires, implantées par leur base sur la face convexe de l'arc cartilagineux et dont le sommet est libre sur une plus ou moins grande étendue. Les faces planes de ces lames sont situées dans un plan horizontal, ou si l'on veut, ces lames sont aplaties dorso-ventralement tandis que leurs bords minces sont tournés l'un vers la tête, l'autre vers la queue. Ces lames ont la même disposition radiale que chez les Sélaciens, et on a souvent regardé les branchies des Téléostéens comme des branchies fixes, devenues libres par régression du septum. Il n'en est rien et le mode de développement des deux formes est assez différent, comme on l'a vu page 75.

Les branchies libres se rencontrent chez les Téléostomes et chez les Dipneustes.

Chez les Téléostomes l'appareil respiratoire commence avec des dispositions rappelant de très près celles des Sélaciens. Ainsi, chez certains Ganoïdes (Esturgeon), il y a un évent, avec pseudo-branchie, une hémibranchie caudale fonctionnelle rattachée à l'arc hyoïdien et placée en dedans de l'opercule (branchie operculaire), enfin deux hémibranchies fonctionnelles sur chacun des arcs suivants, jusqu'au sixième inclus. Le septième n'en porte point. Le Scaphirhynque manque d'évent et de pseudo-branchie, mais possède une hémibranchie hyoïdienne. Les Téléostéens manquent toujours d'évent et d'hémibranchie hyoïdienne, de sorte que dans le cas où leur appareil respiratoire est le plus développé il n'y a jamais de lames branchiales que sur quatre arcs, du troisième inclus au sixième. Mais souvent certains arcs peuvent manquer d'une ou même des deux hémibranchies, de sorte qu'au lieu des quatre branchies typiques il n'y en a plus que trois et demie, trois, ou même seulement deux. La première fente bran-

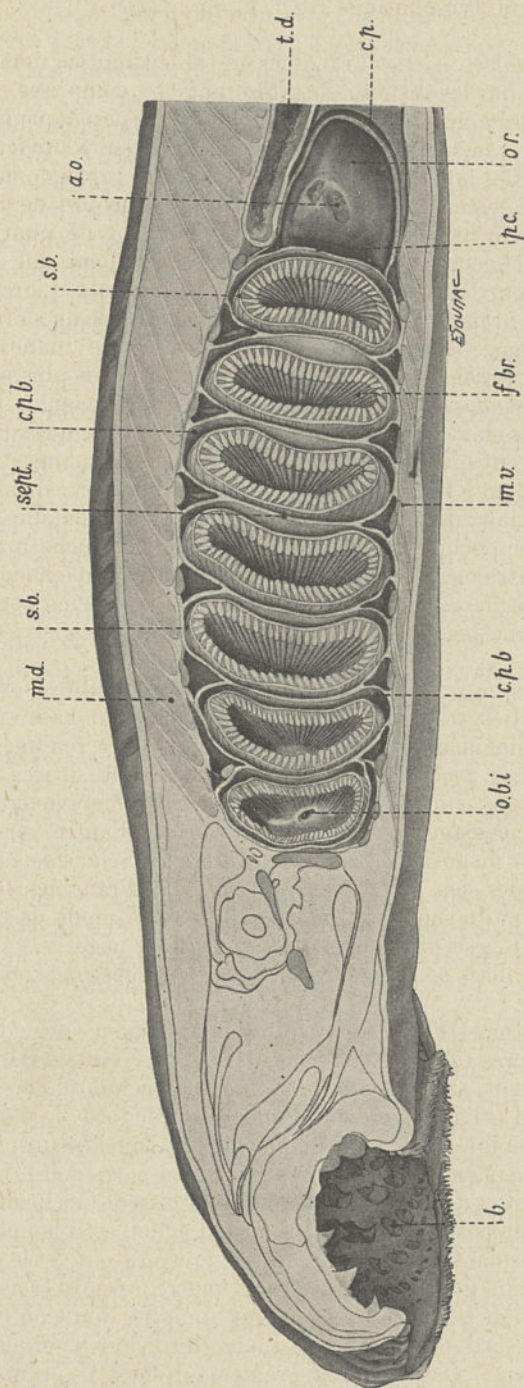


FIG. 222. — Coupe sagittale latérale faite dans une Lamproie pour montrer les branchies et le cœur.

a.o., adhérences (rompues) entre l'oreillette et la paroi latérale du péricarde; — b., bouche; — c.p., cartilage péricardique; — c.p.b., cavité péribranchiale; — f.br., feuillets branchiaux; — m.d., muscles dorsaux; — m.o., muscles ventraux; — o.b., orifice branchial interne; — or., oreillette; — p.c., paroi craniale du péricarde; — s.b., sac branchial; — sept., septum ou diaphragme branchial; — t.d., tube digestif.

chiale ou évent disparaît toujours, l'hyoïde ne porte jamais de lamelles branchiales fonctionnelles, mais il peut présenter des lamelles semblables à des feuillets branchiaux, placées sur le trajet du sang artériel et sans rapport avec la respiration. Ce sont des lamelles appartenant à la pseudo-branchie de l'évent qui ont été déplacées (DOHRN) et transportées sur l'opercule. Il faut éviter de les prendre pour une hémibranchie operculaire qui est incompatible avec la nature d'un Poisson osseux (J. MÜLLER). Comme l'a montré J. MÜLLER, la pseudo-branchie des Téléostéens se présente sous la forme de feuillets branchiaux sailants à la face interne de l'opercule (pseudo-branchie libre) ou sous celle de feuillets analogues recouverts par la muqueuse pharyngienne (pseudo-branchie couverte), et dans ce cas la structure des feuillets peut subir des régressions jusqu'à ce que l'organe ne soit plus représenté que par son réseau vasculaire et quelques cellules interposées de manière à ressembler tout à fait à une glande vasculaire sanguine.

Chez les Dipneustes les branchies internes rentrent dans le type pectiné. Il n'existe jamais d'évent chez l'adulte, mais il y a une hémibranchie hyoïdienne. Chez *Ceratodus*, sur les troisième, quatrième, cinquième et sixième arcs viscéraux, les lames sont disposées comme d'habitude; mais, contrairement à ce qui se rencontre ailleurs, les lames existent aussi sur la face craniale du septième chez le Protoptère. Toutefois elles ne sont point irriguées par l'arc aortique de cet arc, mais par une branche de l'arc précédent. Ce sont des lames émigrées du sixième arc (W. N. PARKER). Les branchies sont d'ailleurs réduites chez les Dipneustes à deux poumons. Les lames manquent sur le troisième et le quatrième arc viscéral chez *Protopterus* et chez *Lepidosiren*, les fentes mêmes comprises entre ces arcs s'atrophient. Cette réduction est compensée par le développement de la respiration pulmonaire.

D. Structure de la surface respiratoire. — Quelle que soit la disposition des lames ou feuillets branchiaux, ceux-ci présentent toujours comme élément respiratoire commun des lamelles très fines dont la forme et le mode d'implantation sur les lames varient suivant les cas, mais dont la constitution reste au fond identique.

Chez les Téléostéens et dans les cas simples, par exemple, chaque lame branchiale, implantée sur l'arc comme la dent d'un peigne, porte sur chacune de ses faces une série de lamelles superposées, disposées par rapport à elle comme les folioles d'une feuille pennée. La lame constitue un appareil de soutien destiné à porter les folioles et les vaisseaux qui desservent celles-ci, elle comporte toujours un axe squelettique, tantôt cartilagineux, tantôt osseux. Sur un de ses bords court la division de l'artère branchiale, sur l'autre, le vaisseau d'origine de la veine branchiale. Les lamelles respiratoires sont des petites lames très minces, mesurant seulement quelques μ d'épaisseur et constituées par un revêtement épithélial et par un axe vasculaire. L'épithélium est plat, il est supporté par une vitrée. L'axe vasculaire est formé par des éléments très particuliers, découverts par BIÉTRIX (1895), les *cellules en pilastre*, entre lesquelles circule le sang. Ces cellules, comme l'indique leur nom, ont la forme de colonnes épaisses et courtes qui supportent les deux faces de la lamelle branchiale. Leur corps, cylindrique, creusé de cannelures longitudinales, renferme leur noyau, et arrivé contre la vitrée il s'étale de chaque côté à la surface profonde de celle-ci sous la forme de lamelles protoplasmiques très minces, disposées en rosettes dont les limites sont décelables par le nitrate d'argent

comme des traits noirs dessinant un pavé endothélial. Sur les lamelles respiratoires vues de face après injection vasculaire, chaque pilastre forme comme un petit flot arrondi, baigné de tous côtés par le sang, et grâce à la distribution des pilastres à des intervalles réguliers, le sang parcourt un réseau de mailles arrondies, le centre de chaque maille étant occupé par le corps cellulaire. A la face interne des cellules en pilastre on ne peut point déceler d'endothélium vasculaire, de sorte que le sang paraît renfermé dans des lacunes limitées simplement par ces cellules qui se comporteraient à la manière d'un endothélium

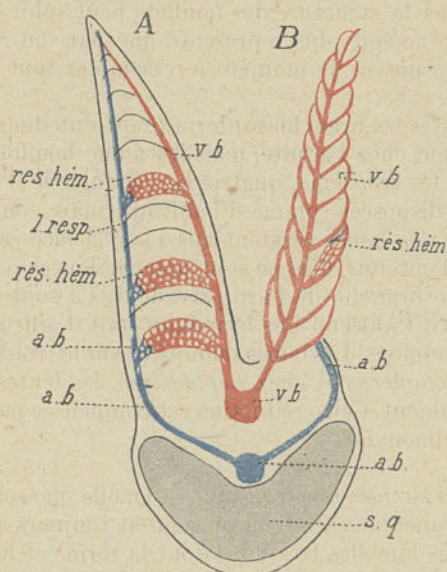


FIG. 223. — Coupe transversale d'un arc branchial de Téléostéen dont les vaisseaux ont été injectés (schématique).

A, lame branchiale vue de face; trois lamelles seulement sont représentées en détail, le contour externe des autres seul est indiqué.

B, lame branchiale tordue sur elle-même pour montrer les lamelles de profil.

a. b., artère branchiale et ses branches; — l. resp., lamelle respiratoire (contour seulement); — rés. hém., réseau vasculaire de l'hématose, dans les lamelles; — sq., squelette de l'arc; — v. b., veine branchiale.

sur les faces des lamelles, tandis qu'elles joueraient en même temps le rôle d'élément de soutien dans l'épaisseur de la lamelle en maintenant l'écartement de ses deux faces nécessaire à la marche du sang. Comme l'endothélium des vaisseaux afférents et efférents de la lamelle (vaisseaux marginaux) se continue régulièrement avec l'endothélium formé par la portion périphérique aplatie des cellules en pilastre (voy. fig. 225), il est évident que l'on ne peut parler de lacunes véritables et que le sang est toujours contenu dans des voies bien calibrées pourvues d'une paroi propre, mais les cellules du réseau vasculaire intralamellaire (cellules en pilastre) sont-elles des éléments du mésenchyme entre lesquels se déverserait le sang ou bien sont-elles des éléments vasculaires,

c'est-à-dire dérivés des vaisseaux eux-mêmes, et représentent-elles les pointes d'accroissement de l'endothélium des vaisseaux branchiaux engagées entre les deux revêtements épithéliaux de la lamelle et transformées? on ne peut le

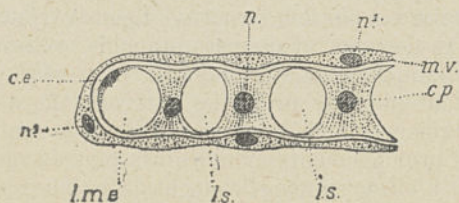


FIG. 224. — Coupe perpendiculaire à la surface d'une lamelle respiratoire de *Cottus*, d'après BIÉTRIX.

c. e., cellule endothéliale du vaisseau marginal sectionnée au niveau de son noyau; — *c. p.*, cellule en pilastre; — *l. m. e.*, lacune (vaisseau) marginale externe; — *l. s.*, lacunes sanguines; — *m. v.*, membrane vitrée; — *n.*, noyau d'une cellule en pilastre; — *n¹*, noyaux des cellules tégumentaires.

décider. En tout cas, si les cellules en pilastre sont des cellules de mésenchyme, il n'y a dans les lamelles branchiales aucune autre cellule de même nature en dehors d'elles, et c'est ce qui caractérise les branchies du premier groupe par

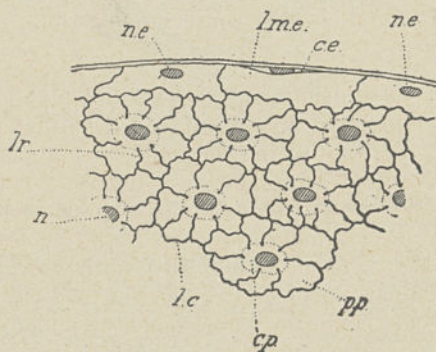


FIG. 225. — Vue de face d'une lamelle respiratoire de *Congre* imprégnée à l'argent, d'après BIÉTRIX.

c. e., cellule endothéliale du vaisseau marginal; — *c. p.*, cellules en pilastre; — *l. c.*, ligne de contour du plateau des cellules en pilastre; — *l. r.*, ligne radiée du même; — *l. m. e.*, lacune (vaisseau) marginale externe; — *n.*, noyau d'une cellule en pilastre; — *n. e.*, noyau de l'endothélium du vaisseau marginal externe; — *p. p.*, plateau d'une cellule en pilastre étalé sur chacune des faces de la lamelle respiratoire.

opposition à celles des Amphibiens. Les données de BIÉTRIX ont été confirmées et étendues aux Cyclostomes et aux Sélaciens par M. PLEHNE, GIACOMINI, FAUSSEK, etc.

B. — Branchies des Amphibiens.

Les branchies des Amphibiens se distinguent de celles des Poissons par leur distribution, par leur forme et par leur structure. Leur distribution est toujours limitée au bord convexe des arcs, et pour les branchies externes à l'extrémité dorsale de ceux-ci sur laquelle elles s'implantent. Bien qu'il y ait de grandes variations de forme, tant dans les branchies externes que dans les internes, elles ne se présentent jamais comme des lames ainsi que le font celles des Poissons, mais comme des prolongements cylindriques plus ou moins branchés et arborisés. De plus, elles n'offrent jamais l'élément de surface respiratoire propre aux Poissons, la lamelle respiratoire, et ne présentent pas de structure différente dans leur tronc épais qui sert peu à la respiration, et dans leurs ramifications les plus fines, spécialement destinées à cette fonction. Partout les rameaux plus ou moins fins qui les constituent comprennent un revêtement épithélial et un axe mésenchymateux plus ou moins épais et riche en cellules, contenant un lacis de capillaires pourvus d'une paroi endothéliale propre, bien distincte du mésenchyme qui l'entoure. Il ne peut être question ici de lacunes sanguines creusées dans la muqueuse respiratoire, et la paroi propre des capillaires se distingue partout, séparée de l'épithélium de revêtement par une couche de mésenchyme qui peut être très réduite sur les branches les plus fines, mais qui existe toujours.

ARTICLE II. — APPAREIL PULMONAIRE.

Nous réunirons sous cette dénomination les différentes parties qui se rattachent aux poumons proprement dits et qui sont des différenciations directes ou non de ces derniers, c'est-à-dire qui dérivent du poumon simple primitif ou d'autres organes, mais dont la présence est alors en corrélation avec celle des poumons et en quelque sorte dépendante de cette dernière.

La première ébauche des poumons se montre chez tous les Tétrapodes sous la forme d'une évagination ventrale de l'intestin antérieur, siégeant immédiatement en arrière de la dernière poche branchiale et en avant du septum transversum. A ce niveau l'intestin se comprime latéralement et deux plis longitudinaux, droit et gauche, le subdivisent en une partie dorsale et en une partie ventrale. Cette dernière porte à son extrémité caudale une dilatation sacciforme impaire, s'ouvrant d'abord largement dans l'intestin. Cette dilatation (*bourgeon pulmonaire primitif*) se divise en deux par un sillon sagittal et se sépare peu à peu de l'intestin d'arrière en avant par voie d'étranglement, de sorte que l'on distingue bientôt deux bourgeons pulmonaires, attachés à l'intestin par un tube plus ou moins allongé, le *tube trachéal*. Lorsque ce processus de différenciation a pris un certain développement, on peut reconnaître dans ce qui en est sorti les parties suivantes en allant d'arrière en avant : 1° deux sacs pulmonaires proprement dits, droit et gauche ; 2° un canal court qui réunit chacun d'eux à la trachée, c'est la *bronche extra-pulmonaire* ; 3° la trachée, et enfin 4° au niveau de l'orifice de l'appareil pulmonaire dans l'intestin une partie spéciale formant une chambre plus ou moins compliquée, le *larynx*. Le larynx, la trachée et les bronches extra-pulmonaires forment les voies aériennes extra-pulmonaires

auxquelles s'ajoutent les fosses nasales qui se développent en grande partie pour servir au passage de l'air. Il y a donc lieu d'envisager dans l'appareil pulmonaire : 1^o les voies aériennes ; 2^o les poumons proprement dits ; enfin nous dirons quelques mots sur 3^o la phylogénèse de l'appareil pulmonaire et en même temps sur la vessie natatoire.

1. — Voies aériennes.

La première partie des voies aériennes est formée par la portion respiratoire des fosses nasales. Très réduites chez les Amphibiens où les choanes débouchent dans la partie craniale de l'intestin buccal, loin en avant de l'orifice laryngé, les fosses nasales grandissent beaucoup chez les Reptiles et particulièrement chez les Crocodiles où leur orifice postérieur est reporté fort en arrière. Mais chez la plupart des Sauropsidés elles sont loin de s'avancer jusque vers l'orifice du larynx, de telle sorte qu'une portion de la bouche participe toujours à la conduction de l'air dans l'appareil pulmonaire. Par suite, la séparation des voies aérienne et digestive est incomplète car ces voies se confondent sur une certaine partie de leur trajet. Ceci est sans inconvénient chez des animaux qui déglutissent très rapidement leur proie, de façon que le passage de l'air n'est empêché que pendant un temps très court (Oiseaux), ou qui, comme la plupart des Reptiles, ne sont pas soumis à des nécessités respiratoires très impérieuses et peuvent suspendre pendant un temps assez long le renouvellement de l'air dans leurs poumons. La séparation complète des deux sortes de voies ne s'observe d'ailleurs que chez quelques Mammifères, mais chez tous ces animaux le recul des choanes et la présence d'un voile du palais amènent déjà une indépendance très grande des conduits aérien et alimentaire. Ainsi les aliments peuvent être maintenus longtemps dans la bouche et mastiqués sans empêcher l'arrivée de l'air dans le larynx. Enfin, chez certains Mammifères, le larynx fait saillie sur le plancher de l'arrière-bouche, son épiglote devient plus longue, plus forte et s'élève jusqu'à atteindre l'orifice postérieur des fosses nasales, de telle sorte que la déglutition des aliments passant sur les côtés du larynx et la pénétration de l'air dans ce dernier peuvent avoir lieu simultanément. Cette propriété est réalisée, avec des détails différents, chez les jeunes des Marsupiaux, qui reçoivent le lait injecté dans leur bouche par les muscles de leur mère, chez les Cétacés et chez le Cheval.

Larynx. — Le larynx est constitué par des parties squelettiques et musculaires propres, développées au niveau de l'insertion de l'appareil pulmonaire sur le canal alimentaire. Il renferme aussi deux replis frontaux de la muqueuse aérienne, les *cordes vocales* entre lesquelles est placé l'orifice glottique qui peut être ouvert ou fermé par la contraction des muscles de ces replis.

Un larynx cartilagineux et une trachée manquent aux Dipneustes chez lesquels l'orifice glottique conduit dans un espace impair, le *vestibule pulmonaire*.

A partir des Amphibiens il existe un véritable larynx cartilagineux pour la constitution duquel on renvoie à la page 215, et des muscles qui se distinguent en deux groupes : muscles extrinsèques et muscles propres. Les premiers s'attachent au squelette du larynx, à la mandibule et à diverses pièces de la ceinture pectorale. Ils appartiennent aux muscles spinaux et sont innervés par le plexus cervical. Les autres sont des muscles viscéraux innervés par la dixième

paire. Ces derniers comprennent un dilatateur et un ou plusieurs constricteurs. Chez les Reptiles on observe des élevures de la muqueuse placées autour de l'orifice laryngé et rappelant l'épiglotte des Mammifères sans lui être complètement homologues (WIEDERSHEIM), et le larynx garde encore une structure assez voisine de celle qu'on rencontre chez les Amphibiens. Il en est de même pour le larynx supérieur des Oiseaux, mais ces animaux possèdent en outre un larynx inférieur ou *syrix*, placé habituellement au niveau du passage de la trachée dans les bronches extra-pulmonaires ou aussi sur la partie postérieure de la trachée et quelquefois sur les bronches elles-mêmes. Le syrix est l'organe vocal des Oiseaux, et paraît constituer une acquisition propre à ces derniers (WIEDERSHEIM). Il a une structure compliquée dont nous ne dirons rien, sauf que ses muscles sont innervés par l'hypoglosse et le plexus cervical et appartiennent aux muscles spinaux, ce qui constitue une différence essentielle avec les muscles propres du larynx vrai, toujours d'origine viscérale.

Le larynx des Mammifères se distingue surtout par trois particularités principales : 1° l'acquisition d'une épiglotte cartilagineuse ; 2° l'acquisition d'un cartilage thyroïde ; 3° la différenciation plus grande des muscles propres. Au-dessus des cordes vocales se forment des dilatations latérales du larynx, les ventricules du larynx, limités cranialement par deux replis comparables aux cordes vocales, mais ne servant pas à la production de la voix, les ligaments du ventricule ou fausses cordes vocales, qui manquent dans certains cas. Les ventricules du larynx peuvent se dilater et donner lieu à des sacs de résonance très développés chez certains Singes. Dans certains cas (Monotrèmes, Singes, Cétacés), les vraies cordes peuvent manquer et être remplacées par des soulèvements de la muqueuse renforcés temporairement par l'action du muscle thyro-arythénoïdien (WIEDERSHEIM). Le larynx peut posséder dans des groupes voisins une structure assez différente, ainsi celui des Odontocètes s'éloigne assez de celui des Mysticètes pour qu'il soit impossible de les rattacher directement l'un à l'autre.

Trachée et bronches extra-pulmonaires. — Ces parties font presque entièrement défaut chez la plupart des Amphibiens qui présentent seulement à la suite du cartilage cricoïde un tube trachéal court, dépourvu d'anneaux cartilagineux, mais ce tube s'allonge plus ou moins et acquiert des cartilages propres, de manière à former une trachée véritable chez certains Urodèles (*Amphiuma*, *Siren*), et chez les Gymnophiones.

Chez les Reptiles il existe une trachée plus ou moins longue, pourvue d'anneaux cartilagineux, de même que les bronches extra-pulmonaires qui lui font suite, mais ces dernières sont quelquefois excessivement courtes.

Chez les Oiseaux la trachée est toujours très longue, comme le cou lui-même, mais présente dans certains cas une longueur bien supérieure à celle de ce dernier et se replie alors dans l'épaisseur de la crête du sternum en décrivant une anse (Cygne) avant de pénétrer dans la poitrine pour se continuer dans les bronches pourvues comme elles d'anneaux complets.

Les Mammifères possèdent toujours une trachée plus ou moins longue et deux bronches extra-pulmonaires, pourvues comme la trachée d'anneaux cartilagineux. Ces anneaux sont incomplets dans la trachée de la plupart des Mammifères et n'embrassent qu'une partie de son pourtour, mais leur disposition varie et la partie manquante peut se trouver aussi bien à la face dorsale (Homme) qu'à la face ventrale (Cétacés).

2. — Poumons.

Les poumons commencent chez les Amphibiens comme des sacs très simples, dont la paroi porte le réseau vasculaire destiné à l'hématose, pour s'élever chez les Oiseaux et chez les Mammifères à une structure très compliquée dont les détails demanderaient de longues explications. En s'en tenant seulement aux généralités, on peut distinguer, pour la simplicité de l'exposition, deux types principaux de poumons, reliés du reste entre eux par des transitions : le type sacculaire et le type parenchymateux.

Dans le type sacculaire on reconnaît toujours à l'œil nu, dans le poumon gonflé et tendu comme il l'est pendant la vie, que cet organe consiste essentiellement dans un sac cloisonné en une quantité variable de loges ou de logettes de

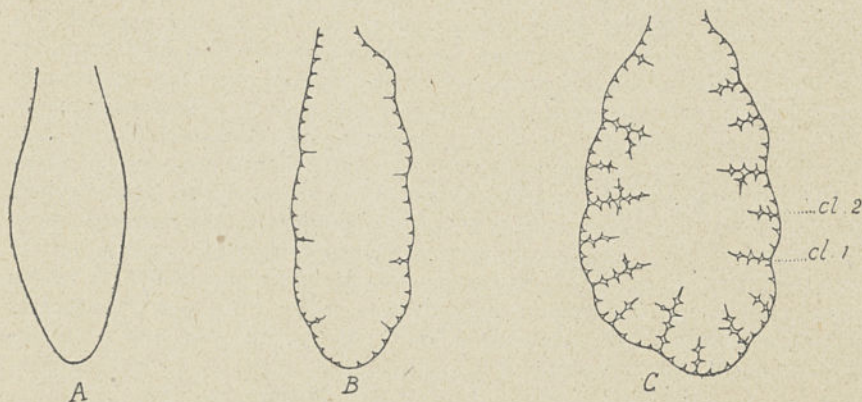


FIG. 226. — Poumons d'Amphibiens (schématique).

A, type initial. — B, début du cloisonnement. — C, cloisonnement plus avancé.

cl. 1, cloisons de premier ordre; — cl. 2, cloisons de second ordre.

dimensions très diverses, mais dont la grande majorité est toujours visible sans le secours d'aucun instrument. C'est le cas pour les Amphibiens et les Reptiles. Dans les poumons du type parenchymateux, au contraire, on n'aperçoit à la coupe qu'un parenchyme continu, au milieu duquel se montrent çà et là des canaux plus ou moins larges, sectionnés sous diverses incidences, mais dans lequel on ne peut guère soupçonner à l'œil nu la présence de cavités aériennes, tant celles-ci sont déliées et serrées les unes contre les autres.

Les poumons du type sacculaire comportent plusieurs degrés de complication. Les plus simples se rencontrent chez certains Urodèles (*Siren*, *Menobranchus*) et consistent en des sacs étroits et allongés, à parois externe et interne absolument lisses. Déjà chez d'autres Urodèles (*Salamandre*) la paroi de ces sacs se complique et présente une série de plis internes saillants, déterminant la production d'alvéoles larges, dont le fond, légèrement concave du côté interne, dessine une bosselure à la surface externe du poumon, qui se montre ainsi formée d'une série de renflements peu marqués, séparés les uns des autres par des

bandes répondant aux replis internes de la surface et dans lesquelles circulent les ramifications de l'artère et de la veine pulmonaire, tandis que le réseau capillaire qui relie ces vaisseaux s'étale, sous la forme de mailles arrondies très régulières, sur le fond et sur les parois latérales des alvéoles. Ces alvéoles primitives se compliquent par la formation d'alvéoles secondaires qui les subdivisent. Toutes ces alvéoles sont de grande taille et ne répondent pas d'une façon complète aux alvéoles pulmonaires des Mammifères qui sont le résultat de proliférations de la paroi bien plus tardives, et auxquelles seules OPPEL réserve le nom d'alvéoles. Les replis principaux, sur lesquels sont disposés des replis secondaires, font une saillie plus marquée à l'intérieur du sac pulmonaire, qui se trouve ainsi cloisonné sur une étendue plus ou moins considérable. Au sac pulmonaire simplement alvéolé a succédé le sac cloisonné. Chez les Amphibiens les cloisons ne sont jamais très étendues et laissent au centre du sac pulmonaire un espace indivis que l'on peut appeler la bronche principale, mais celle-ci n'est point une bronche individualisée par des parois propres, elle n'est point isolable, et ses limites sont indiquées simplement par les extrémités des cloisons s'avancant dans l'intérieur du poumon. Chez certains Crapauds le nombre des cloisons est assez grand, la paroi alvéolaire est épaisse et la bronche centrale est peu large.

Le poumon des Reptiles est construit sur le même type, mais il diffère de celui des Amphibiens par la multiplication de plis d'ordres successifs amenant la production d'un grand nombre d'alvéoles de catégories diverses, et par l'arrangement des plis principaux qui varie suivant les types et détermine la formation de bronches de forme et de disposition particulières. Tandis que chez les Amphibiens la bronche centrale est de forme irrégulière et constitue un espace anfractueux plutôt qu'une bronche calibrée, chez les Reptiles il se forme dans certains cas une bronche principale à contours nets, résultant de l'alignement régulier des cloisons principales qui se terminent le long d'une même ligne droite. Sur la bronche centrale ainsi formée s'ouvrent les bronches latérales secondaires, constituées par les sacs limités par les cloisons principales et dont les parois, s'étant chargées de replis d'ordres divers, portent un riche revêtement d'alvéoles implantées les unes sur les autres, de telle façon que chaque sac secondaire constitue un petit poumon analogue à celui d'un Amphibien. Toutefois, ces bronches latérales qui peuvent d'ailleurs se diviser en conduits de premier, de second et de troisième ordre, ne sont point aussi régulièrement cylindriques que la bronche principale et sont inégalement dilatées sur leur longueur. De plus, dans quelques cas certains sacs pulmonaires secondaires ne se chargent point d'alvéoles, mais restent simples, parfois même entièrement lisses et ont une tendance à former des sacs appendus aux poumons mais sans

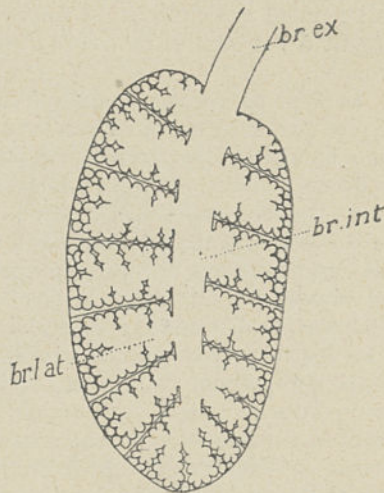


FIG. 227. — Poumon de Reptile (schématique).

br. ex., bronche extra-pulmonaire; —
br. int., bronche intra-pulmonaire; —
br. lat., bronche latérale.

valeur pour l'hématose, les *sacs aériens*. De semblables sacs sont très développés chez le Caméléon, ils l'étaient encore davantage chez certains Reptiles fossiles; enfin, chez quelques Serpents, la partie postérieure tout entière du long poumon est dépourvue d'alvéoles et constitue un simple sac aérien.

Dans les hauts Reptiles où les parois des cavités secondaires déterminées par les cloisons sont très chargées en alvéoles, le poumon offre un peu à leur niveau le caractère parenchymateux et forme ainsi une transition vers celui des animaux à sang chaud, mais ce caractère est peu marqué et l'on peut toujours suivre assez loin les cavités aériennes. Les bronches ne sont jamais non plus des tubes isolables et leurs parois ne sont formées que par le concours des cloisons qui s'arrêtent à un moment donné, de sorte que l'on ne trouve point de portion de bronche se continuant sur une longueur appréciable comme un conduit propre entre deux orifices des bronches latérales. Cependant, le couloir formé par l'alignement des cloisons est renforcé par des petits nodules cartilagineux qui siègent à l'extrémité de celles-ci et qui donnent une certaine résistance à la bronche.

Le type parenchymateux que l'on observe chez les animaux à sang chaud et plus particulièrement chez les Mammifères consiste en un tissu de consistance spongieuse, le parenchyme pulmonaire, répandu tout autour de bronches de divers calibres, et dont les lacunes sont beaucoup trop fines et surtout beaucoup trop pressées les unes contre les autres pour pouvoir être distinguées à l'œil nu et rattachées aux conduits aérifères. La bronche principale comme ses principaux rameaux ont une paroi propre très nette, bien distincte du parenchyme, et l'on peut, par dissection, l'isoler sur des longueurs variables entre l'insertion des bronches de second ordre qui s'implantent sur elle. On a exprimé la différence entre les deux types pulmonaires en disant que chez les Amphibiens et chez les Reptiles le poumon se formait par cloisonnement répété d'un vaste sac s'effectuant de dehors en dedans, tandis que chez les Oiseaux et les Mammifères, il résultait du bourgeonnement continu de dedans en dehors et de la ramification d'un tube primitif proliférant à la manière d'une glande en grappe. FANNY MOSER a cherché à relier entre eux ces deux processus. Pour elle, le poumon est d'abord un sac à parois minces qui grandit par un élargissement général de sa cavité en bronche intra-pulmonaire (Triton). Chez les autres Amphibiens certaines parties de la paroi où se trouvent les vaisseaux de distribution et plus tard des muscles lisses résistent à cet élargissement et font saillie à l'intérieur du poumon, tandis que les parties intermédiaires sont de plus en plus repoussées en dehors. Ainsi se dessine la séparation de la surface, d'abord exclusivement respiratoire (Triton), en une portion respiratoire et une portion destinée à former les voies aériennes.

Chez les Reptiles la paroi pulmonaire est plus riche en tissu conjonctif qui offre une plus grande résistance à l'évagination de la bronche intra-pulmonaire, et de là résulte la formation de canaux plus étroits qui s'enfoncent dans la paroi épaisse sur laquelle n'apparaissent plus à l'extérieur les larges boursoufflures du poumon des Amphibiens.

Chez les Mammifères et chez les Oiseaux le mésenchyme des parois pulmonaires est encore plus abondant, et par suite la bronche centrale ne donne plus de larges évaginations, mais d'étroits canaux qui parcourent la paroi dans toutes les directions et lui donnent un aspect spongieux.

Cette manière de voir traduit bien l'aspect offert pendant l'ontogenèse par les divers poumons et montre qu'il n'y a pas, comme on l'a cru tout d'abord, une

opposition complète entre le mécanisme de la formation des deux types, mais il n'en n'est pas moins vrai qu'à un moment donné l'accroissement des parties change, et que de ce changement résultent les différences constatées dans le poumon achevé. Dans les poumons sacculaires, après que les premières évaginations de la bronche intra-pulmonaire se sont formées, la production de nouvelles extroflexions s'arrête là, mais toutes les parties (alvéoles, cloisons, espace central) s'accroissant dans les mêmes proportions, l'éponge formée par la surface respiratoire est à larges mailles, faciles à distinguer, il n'y a pas d'arbre bronchique isolable. Dans les poumons à type parenchymateux la production des évaginations se continue longtemps, mais comme elle est exclusivement cantonnée aux extrémités des conduits préalablement formés, le tronc et les gros

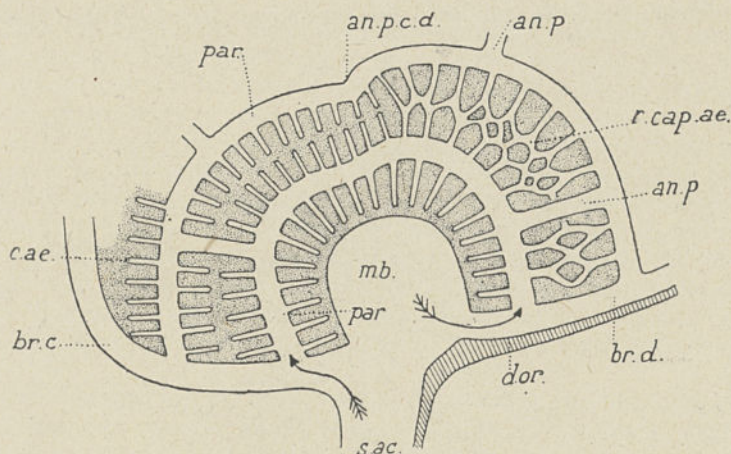


FIG. 228. — Coupe transversale d'un poumon d'Oiseau (schématique).

an. p., anastomoses transversales entre parabronches; — *an. p. c. d.*, anastomose entre parabronches costales et diaphragmatiques; — *br. c.*, bronche costale; — *br. d.*, bronche diaphragmatique; — *c. ae.*, capillaires aériens en cul-de-sac autour de la parabronche (type mauvais voilier); — *d. or.*, diaphragme ornithique; — *m. b.*, mésobronche; — *par.*, parabronche; — *r. cap. aé.*, réseau des capillaires aériens (type bon voilier); — *s. aé.*, sac aérien (embouchure d'un). — Les flèches indiquent la direction de l'air passant de la mésobronche ou du sac aérien dans les bronches et les parabronches.

rameaux de l'arbre bronchique se modèlent entre les arborisations touffues qui résultent de cette prolifération et l'éponge pulmonaire est à mailles infiniment plus petites. Le poumon des Oiseaux et celui des Mammifères nécessitent d'ailleurs une description plus détaillée.

Le premier est très spécial et a une structure unique parmi les Vertébrés, en rapport avec le mécanisme très particulier de la respiration. Arrivée dans chaque poumon la bronche intra-pulmonaire forme un vestibule et une bronche principale (mésobronche) qui traverse le poumon d'avant en arrière et sur laquelle s'ouvrent directement ou non la plupart des sacs aériens. De la mésobronche et du vestibule partent des bronches de second ordre réparties en deux groupes : les unes placées à la face ventrale du poumon contre le diaphragme ornithique (voy. p. 123), sont les *bronches diaphragmatiques*, les autres accolées à sa face dorsale sont les *bronches costales*. Ces deux sortes de

bronches, toutes deux superficielles, émettent par leur face profonde des conduits de troisième ordre, les *parabronches*, toutes de diamètre sensiblement égal sur toute leur longueur et qui courent à la surface ou à l'intérieur du poumon. Les parabronches costales et diaphragmatiques s'anastomosent entre elles dans l'intérieur du poumon, de sorte que l'air qui est arrivé par l'une ou l'autre face de l'organe où se trouvent les bronches correspondantes, peut toujours traverser le poumon pour sortir sur la face opposée. De plus, les parabronches voisines, issues de bronches de même nature, s'anastomosent fréquemment entre elles par de courts conduits transversaux allant de l'une à l'autre. Les parabronches émettent sur tout leur pourtour de petits conduits aériens très fins, disposés radiairement et dont la réunion forme le parenchyme pulmonaire. Ce sont les *capillaires aériens*. Ces derniers peuvent se terminer en cul-de-sac, de sorte que tous les capillaires aériens d'une parabronche

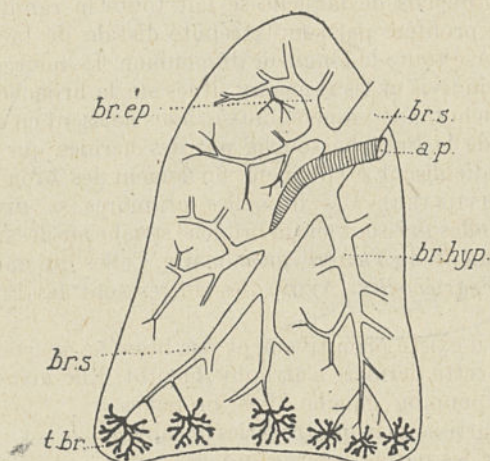


FIG. 229. — Schéma du poumon d'un Mammifère.

a. p., artère pulmonaire; — *br. ép.*, bronche épartérielle; — *br. hyp.*, bronche hypartérielle; — *br. s.*, bronche souche; — *t. br.*, terminaisons bronchiques.

forment autour d'elle un manchon isolé des manchons voisins (Oiseaux mauvais voiliers) ou, au contraire, les capillaires aériens d'une parabronche communiquent avec ceux des parabronches voisines, comme on l'observe chez les Oiseaux bons voiliers (G. FISCHER). Dans ce cas tous les conduits aérifères d'un poumon communiquent les uns avec les autres; ces communications sont moins étendues dans d'autres cas, mais toujours fréquentes dans un territoire donné, et l'on s'explique aisément comment SAPPEY pouvait injecter une grande partie des voies aériennes d'un poumon en piquant un point de sa surface. La caractéristique du poumon des Oiseaux est donnée par cette large communication de toutes leurs voies aériennes, y compris les canalicules respiratoires les plus fins. Elle est en rapport avec leur mode de respiration dans lequel l'air qui traverse le poumon peut arriver à ce dernier dans un sens ou dans l'autre, c'est-à-dire de l'extérieur par la trachée, ou de l'intérieur par les sacs aériens. En effet, toute la quantité de l'air inspiré par la trachée ne traverse pas forcément le poumon mais une partie peut être mise en réserve dans

un sac aérien et chassée ensuite par ce dernier dans le poumon qui peut ainsi recevoir de l'air pur aussi bien dans les mouvements d'inspiration que dans ceux d'expiration. Le mode de ventilation du poumon varie d'ailleurs suivant que l'animal est au repos ou en plein vol; dans ce dernier cas il est probable que les mouvements des sacs causés par les muscles des ailes assurent seuls le renouvellement de l'air. Il est impossible de pénétrer plus avant dans cette question, et il suffit de rappeler que l'appareil pulmonaire des Oiseaux est un des exemples les plus saisissants de l'importance des corrélations pour comprendre la structure de l'organisme. Les sacs aériens (voy. p. 123), qui sont ailleurs de simples appendices des poumons, sans valeur respiratoire propre, ont ici influencé la structure de ces derniers d'une manière considérable et les différentes parties de cet ensemble offrent entre elles les corrélations les plus étroites.

Chez les Mammifères les ébauches pulmonaires contiennent au début une bronche axiale aux dépens de laquelle se fait toute la ramification. C'est la *bronche souche*, qui prolifère par son extrémité distale de façon à donner un tube axial qui traverse toute la longueur du poumon. Le bourgeon terminal de cette bronche reste indivis et les rameaux situés sur la bronche souche n'apparaissent point par dichotomie vraie ou fausse, mais naissent en divers points des parois épithéliales de la bronche souche par des hernies qui s'accroissent de plus en plus, se pédiculisent et donnent finalement les bronches collatérales primaires (d'HARDIVILLIER). Les bronches primaires se divisent en deux groupes suivant qu'elles naissent sur la bronche souche au-dessus ou au-dessous du point de croisement de l'artère pulmonaire. Celles qui naissent au-dessus sont les bronches *épartérielles* (AEBY), les autres sont les bronches *hypartérielles*.

Chez le Mouton il existe primitivement une bronche épartérielle à droite et une à gauche, mais cette dernière s'atrophie bientôt. Elle manque entièrement chez l'Homme au poumon gauche. Les bronches hypartérielles se répartissent en quatre séries linéaires placées chacune sur les parois externe, interne, antérieure ou postérieure de la bronche souche (d'HARDIVILLIER). Les bronches externes forment les bronches ventrales, les postérieures les bronches dorsales d'AEBY. Les bronches antérieures et postérieures prolifèrent généralement très peu et forment chez l'adulte seulement des bronches accessoires, inconstantes comme nombre. L'une de ces bronches accessoires fournit les ramifications du lobe infra-cardiaque lorsqu'il existe.

Après avoir proliféré suivant le mode monopodique, les conduits bronchiques se ramifient dichotomiquement vers leurs extrémités et donnent un chevelu très riche de fines arborisations terminées en culs-de-sac sur lesquelles apparaissent les alvéoles.

La lobulation externe des poumons ne répond à aucune raison structurale et peut d'ailleurs manquer (Cétacés, Siréniens, etc.).

Les détails de la structure des poumons des Vertébrés actuels ne peuvent être homologués entre eux que dans des groupes restreints (OPEL). La raison en est que les Vertébrés supérieurs actuels ne descendent pas des Vertébrés in-

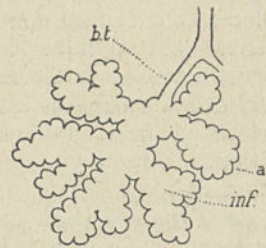


FIG. 230. — Coités aériennes succédant aux dernières bronches chez les Mammifères (schématique).

a., alvéole; — b. t., bronche terminale; — inf., infundibulum.

férieurs actuellement vivants. D'ailleurs FANNY MOSER a montré que la structure des poumons n'a quelque fixité que dans ses traits principaux; en dehors de ceux-ci il y a des différences non seulement d'espèce à espèce, mais d'un individu à un autre et même dans les deux poumons d'un même individu.

3. — Phylogénèse des Poumons.

Pour examiner cette question, il faut d'abord dire quelques mots de la vessie natatoire des Poissons qui offre dans certains cas une analogie évidente avec les poumons et dont certaines formes peuvent, sans trop d'in vraisemblance, être considérées comme ayant engendré ces derniers.

La vessie natatoire n'est point en effet absolument identique à elle-même dans tous les cas où on la rencontre et présente des différences assez considérables dans deux points essentiels de sa structure : 1° son insertion sur l'intestin; 2° la constitution simple et lisse, ou au contraire alvéolée, de sa paroi interne.

L'insertion de la vessie natatoire sur l'intestin se fait par un canal unique, le conduit *pneumatique*, qui s'ouvre soit à la face ventrale, soit à la face dorsale de l'intestin, mais toujours en arrière du diaphragme péricardiaco-péritonéal.

Pour la clarté, nous distinguerons plusieurs types de vessies natatoires.

1° Type des Crossoptérygiens. Chez ces animaux qui appartiennent au groupe des plus anciens Poissons connus et peuvent être regardés comme la souche des animaux pulmonés, la vessie natatoire consiste en deux sacs pairs, mais inégaux de dimensions, qui débouchent cranialement dans une portion intermédiaire qui leur est commune et s'ouvre à la face ventrale de l'intestin par un orifice garni de muscles dilatateurs et constricteurs, mais dépourvu de squelette cartilagineux, le *larynx ventral* de WIEDERSHEIM. Les deux sacs se placent sur la face dorsale de l'intestin, sous le péritoine, par lequel ils sont étroitement appliqués contre la face dorsale du coelome dans lequel ils ne font point librement saillie. La paroi interne de ces sacs est lisse et ne présente point d'alvéoles. Leur rôle est principalement hydrostatique, mais bien que leurs artères viennent de l'aorte, ils peuvent cependant jouer un rôle dans la respiration, lorsque le sang artériel a été insuffisamment oxygéné dans l'appareil branchial.

2° Type des Dipneustes. Les organes en question sont généralement appelés poumons à cause de leur rôle respiratoire incontestable chez Protoptère et *Lepidosiren* par suite de leur irrigation au moyen du dernier arc aortique. Mais chez *Ceratodus*, qui ne s'enferme point dans la vase, ces organes jouent principalement un rôle hydrostatique et ne servent à la respiration que lorsque l'hématose devient impossible par les branchies, alors le poumon, qui reçoit d'habitude du sang déjà oxygéné, par l'intermédiaire de la dernière veine branchiale, vient en aide à cette fonction. Le cas de *Ceratodus* forme donc une transition toute naturelle qui permet de rattacher l'appareil pulmonaire des Dipneustes au groupe des vessies natatoires, et ce rapprochement est d'autant plus légitime que les poumons de ces animaux offrent les mêmes rapports, la même insertion ventrale que la vessie des Crossoptérygiens, seulement leurs parois, au lieu d'être lisses, sont toujours alvéolées. Ils se montrent sous deux formes principales : chez les Dipneumones (Protoptère, *Lepidosiren*), ils con-

sistent en deux sacs pairs nés sur un larynx placé à la face ventrale de l'intestin; chez les Monopneumones (*Ceratodus*) le larynx ventral est rejeté un peu à droite de la ligne médiane ventrale, le conduit pneumatique qui lui fait suite contourne le côté droit de l'intestin et débouche dans un sac unique, placé à la face dorsale de la cavité viscérale, derrière le péritoine, et dont les parois sont garnies d'alvéoles nombreuses;

3° Type des Holostéens. Ce type, réalisé chez *Lepidosteus* et *Amia*, consiste en une vessie unique à paroi richement alvéolée, reliée par un conduit pneumatique à la face dorsale de l'intestin sur laquelle elle s'ouvre par un orifice dépourvu de squelette cartilagineux mais garni de muscles constricteurs et dilatateurs, le *larynx dorsal* de WIEDERSHEIM. Cette vessie peut jouer un rôle dans la respiration;

4° Type des Chondrostéens et des Physostomes. Représenté par l'Esturgeon et par les Téléostéens répartis autrefois dans ce dernier groupe, ce type est caractérisé par une vessie à parois lisses munie d'un conduit pneumatique s'ouvrant sur la face dorsale de l'intestin. Exceptionnellement chez un Téléostéen (*Erythrinus*) le conduit pneumatique s'ouvre sur le côté gauche de l'œsophage. Ces vessies jouent toujours un rôle purement hydrostatique et ne servent jamais à la respiration.

5° Enfin, le cinquième type, celui des Physoclistes dérive du précédent par oblitération du conduit pneumatique; la vessie devient alors close et ne peut plus régler la quantité de gaz qu'elle renferme que par la production ou, au contraire, par l'absorption de ces derniers.

Dans les deux derniers cas la vessie natatoire sécrète elle-même — quelquefois à l'aide de glandes spéciales très vasculaires (corps rouges), d'autres fois même en l'absence de ces corps — les gaz qu'elle renferme, et qui sont en général beaucoup plus riches en oxygène que l'air atmosphérique. Lorsque le conduit pneumatique est perméable (Physostomes) il peut servir à l'issue des gaz lorsque la pression de ceux-ci est trop forte, par exemple dans les cas de décompression brusque, mais il n'est pas possible qu'il serve à l'entrée de l'air (GUYÉNOT).

La vessie natatoire manque complètement chez les Cyclostomes et chez les Sélaciens. Elle peut manquer aussi à certaines espèces appartenant à des groupes où on la rencontre habituellement. Son absence s'observe alors dans certaines familles dont aucun représentant ne possède de vessie, dans certains genres ou même seulement dans certaines espèces d'un même genre, comme cela arrive pour le genre *Scomber*.

Chez quelques Sélaciens (*Galeus*), etc., on a signalé à la face dorsale de l'œsophage une petite évagination qui pourrait répondre à une vessie natatoire rudimentaire.

L'exposé ci-dessus montre bien qu'il ne peut y avoir de relation directe entre les poumons qui ont un conduit pneumatique ventral et les vessies natatoires des Téléostéens dont le conduit est dorsal. Ces deux organes s'opposent pour ainsi dire, comme l'a indiqué ALBRECHT, en désignant les premiers sous le nom de vessies oratoires, les seconds sous celui de vessies natatoires. Mais la question est de savoir si les deux sortes d'organes, et avec eux les poumons qui se rattachent aux vessies à insertion ventrale, dérivent d'une même ébauche primitive commune ayant évolué dans deux sens divergents ou bien si, au contraire, ils se sont formés indépendamment.

Dans la première hypothèse on peut admettre que la forme initiale com-

mune consistait en une paire d'ébauches latérales (GREIL), placée caudalement à la dernière paire de poches branchiales. Pour donner les vessies à conduit ventral ces ébauches se transportèrent du côté ventral et se fusionnèrent sur la ligne médiane ventrale. Chez *Ceratodus* l'ébauche droite se développa seule, tandis que la gauche s'atrophiait. Pour donner les véritables vessies natatoires, une des deux ébauches (la gauche généralement) émigrait sur le côté dorsal de l'oesophage, et la disposition observée chez *Erythrinus* est un reliquat de cette migration. Cette opinion est adoptée par GREIL, F. MOSER, SCHIMKEWITSCH.

Dans la seconde hypothèse on peut admettre, avec WIEDERSHEIM, en tenant compte du matériel originaire commun à ces deux sortes d'organes, c'est-à-dire de ce qu'ils naissent sur un même sol, que la nature a pu, par adaptation à certaines conditions physiologiques, faire apparaître deux fois à deux places différentes l'organe correspondant. Si l'évagination est dorsale il en sortira une vessie natatoire, si elle est ventrale ce sera un poumon. Avec cette double origine concorde la présence des deux larynx, ventral et dorsal, signalés plus haut, et ce fait que chez *Lepidosiren*, avec un larynx ventral bien développé on observe en même temps un rudiment de larynx dorsal.

On peut ajouter en faveur de la première hypothèse certaines observations sur la forme initiale de l'ébauche pulmonaire. A la page 423 on a décrit cette ébauche comme impaire et médiane, formée par une constriction latérale de l'intestin pharyngien détachant de ce dernier une évagination ventrale. D'autres auteurs ont signalé au contraire une double ébauche formée par deux évaginations latéro-ventrales, représentant chacune l'un des deux poumons et qui avaient tout à fait l'aspect d'une poche branchiale, si bien que ces auteurs ont voulu faire dériver le poumon d'une paire de poches branchiales s'isolant ensuite sur un pédicule commun (GÖTTE, KASTCHENKO, FOL). WEBER et BUVIGNIER, les derniers auteurs qui ont signalé à nouveau (1903) cette manière d'être des ébauches pulmonaires, regardent les poumons non comme dérivés directement d'une paire de poches branchiales transformées, mais comme dus à la réapparition de poches branchiales dans un territoire où il en avait existé autrefois, mais où elles avaient disparu.

BIBLIOGRAPHIE

Branchies. — Voyez la bibliographie p. 99 et en outre : F. MAURER. *Ein Beitr. zur Kenntniss d. Pseudobranchie d. Knochenfische.* Morphol. Jahrb., Bd IX, 1883. — E. BIÉTRIX. *Étude sur la morphologie du syst. circulat.*, etc. Thèse médecine, Paris, 1895. — F.-W. MÜLLER. *Ueber die Entwickelung d. Pseudobranchie... bei Lepidostens.* Arch. für mikros. Anat., Bd XLIX, 1897. — E. GIACOMINI. *Sulla struttura delle branchie d. Petromizonti.* Annal. d. Facoltà di Medic. Università di Perugia, Vol. XII, 1900. — A. GÖTTE. *Ueber die Kiemen d. Fische.* Zeitschrift. f. Wissensch. Zool., Bd LXIX, 1901. — TH. MOROFF. *Ueber die Entwick. d. Kiemen bei Knochenfischen.* Arch. f. mikros. Anat., Bd LX, 1902. — DEAN BASHFORD. *Notes on Japanese Myxinoidea.* Journ. of the College of Sci. imp. Univers. of Tokyo, Vol. XIX, 1904. — A. OPPEL. *Lehrbuch d. vergl. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere*, Bd IV. D. Respirations Apparat, 1904. — A. GREIL. *Ueber die Homologie d. Anamniotenkiemen.* Anatom. Anzeig., Bd XXVIII, 1906.

Poumon et vessie natatoire. — CH. AEBY. *D. Bronchialbaum d. Säugetiere*, etc. Leipzig, 1880. — P. ALBRECHT. *Sur la non-homologie des poumons avec la vessie natatoire*, Paris, 1886. — A. NARATH. *Vergl. Anat. d. Bronchialbaumes.* Verhand. Anatom. Gesellsch., 1892. — T.-W. BRIDGE and A.-C. HADDON. *Contrib. to the Anat. of Fishes*, etc. Proceed. Royal Soc., Vol. XLVI, 1889, et Vol. LII, 1892. — W.-S. MILLER. *The Structure of the Lung.* Journ. of Morphol., Vol. VIII, 1893. — A. NICOLAS. *Recherches sur le dévelop. de quelques éléments du larynx.* Bibliogr. Anatom., 1894. — A. MILANI. *Beiträge z. Kenntniss d. Reptilienlunge.* Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontog.

Bd VII, 1894, et Bd X, 1897. — MAX BAER. *Beitr. zur Kenntn. d. Anat. und Phys. d. Athemwerk. bei d. Vögeln*. Zeitschrift f. Wissench. Zool., Bd LXI, 1896. — L. CAMERANO. *Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni*, etc. Anat. Anzeig., Bd XII, 1896. — SWALE, VINCENT. *On the Struct. of the red glands in the Schwimm-Bladder of certain Fishes*. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXX, 1896. — D'HARDIVILLIER. *Développement et homologie des bronches principales chez les Mammifères*. Thèse méd., Lille, 1897. — F. MOSER. *Beiträge z. vergleich. Entwickl. Geschichte d. Wirbeltierlunge*, etc. Arch. f. mikros. Anat., Bd LX, 1902. — E. GÖPPERT. *Die Entwickel.... d. Schwimmblase, der Lunge und d. Kehlkopfes d. Wirbeltiere*, in Handb. d. vergl. und exp. Entwickl.-Lehre O. Hertwig's, Bd II, T. I, 1902. — A. WEBER et A. BUVIGNIER. *L'origine des ébauches pulmonaires*, etc. Bibliogr. anatom., T. XII, 1903. — E. GUYÉNOT. *Contrib. à l'étude anat. et physiol. de la vessie natat. des Cyprinidés*. Besançon, 1904. — F. MOSER. *Beitr. z. vergl. Entwickl. d. Schwimmblase*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd LXIII, 1904. — A. GREIL. *Bemerk. z. Frage u. d. Ursprung d. Lungen*. Anat. Anzeig., Bd XXVI, 1905. — G. FISCHER. *Vergleich. Anat. Untersuch. über d. Bronchialbaum d. Vögel*. Inaug. Dissert. Leipzig, 1905. — A. WEBER. *Les premiers stades du développ. de la vessie natat.*, etc. Comptes rendus Assoc. Anatom., 1906. — FLINT, JOSEPH MARSHALL. *The Developp. of the Lungs*. Americ. Journ. of Anatomy, Vol. 6, 1906. — SCHULTZE, FRANZ, EILHARD. *Die Lungen d. african. Strausses*. Sitzungsber. d. Preuss. Akad. d. Wissensch., 1908. — ED. LAGUESSE et D'HARDIVILLIER. *L'acinus pulmonaire*, etc. Travaux Université de Lille, 1910.

SECTION III. — GLANDES A SÉCRÉTION INTERNE

Les glandes à sécrétion interne appartiennent essentiellement aux appareils de la nutrition, car elles modifient la composition du milieu intérieur au sein duquel s'effectue la vie élémentaire des tissus.

Il ne faut point faire une opposition trop tranchée entre ces glandes et celles qui sont chargées de la sécrétion externe, car ces dernières elles-mêmes donnent aussi — en dehors du produit qu'elles versent sur la peau ou sur les muqueuses qui tapissent les cavités en rapport plus ou moins direct avec l'extérieur — d'autres produits qui passent dans le sang et sont de véritables sécrétions internes. Il n'y a donc point opposition entre les deux fonctions et une même cellule peut les réunir toutes deux avec un haut degré de perfection, comme le fait par exemple la cellule hépatique. Les glandes à sécrétion interne ont simplement développé une de ces propriétés en abandonnant l'autre; elles ont en conséquence subi des modifications structurales appropriées à leur nouvelle fonction, et dont la plus importante est la perte d'un canal excréteur.

Ces glandes sont en nombre assez élevé, elles répondent à des fonctions multiples et diverses, d'où une variété considérable dans leur forme, leur situation et leur constitution histologique. Leur réunion est un groupement très hétérogène qui ne peut être légitimé que par la considération de leur valeur physiologique, prise dans un sens très général et telle qu'elle a été définie plus haut. On peut, en effet, mentionner comme glandes à sécrétion interne : l'hypophyse qui se rattache à l'ectoderme stomodéal; la thyroïde, les parathyroïdes et le thymus dérivés de l'entoderme pharyngien; les paraganglions (substance médullaire surrénale) et les plexus choroïdes issus du système nerveux; la partie corticale des capsules surrénales, dérivée de l'épithélium coelomique, la glande interstitielle développée dans l'ovaire et dans le testicule et qui se rattache aussi vraisemblablement à l'épithélium coelomique; enfin les organes lymphoïdes (follicules, ganglions lymphatiques, organes hémolymphatiques et rate), qui peuvent être rapportés à l'appareil circulatoire. Chacun de ces organes aurait donc pu être signalé à propos de l'appareil auquel il se rattache, mais il

a paru bon de les réunir pour faire mieux ressortir leurs caractères communs et les traits généraux de leur structure.

Déjà l'énumération ci-dessus montre que ces organes peuvent appartenir aux parties les plus diverses de l'organisme et notamment à certaines d'entre elles que l'on croyait peu aptes à fournir des glandes, comme le système nerveux par exemple. Mais l'étonnement cessera si l'on réfléchit que ces glandes spéciales, issues du système nerveux, donnent des produits destinés à agir exclusivement sur le système nerveux lui-même. Les paraganglions, dérivés d'ébauches communes avec les ganglions sympathiques, sécrètent une substance qui agit sur certains neurones sympathiques et produit par leur intervention une vaso-constriction intense. De même les plexus choroïdes fournissent le liquide cérébro-spinal répandu dans les ventricules cérébraux, le canal de l'épendyme et les espaces sous-arachnoïdiens, liquide qui forme le milieu dans lequel vivent les centres nerveux. Dans un autre système la glande interstitielle joue un rôle dans l'accomplissement des phénomènes annexes de la fécondation (préparation à l'accouplement, excitation génésique, etc.), et la glande constituée par le corps jaune de l'ovaire, qui n'est peut-être elle-même qu'une portion spécialisée de la glande interstitielle, règle sans doute la fixation de l'œuf dans la muqueuse utérine. Quant aux organes lymphoïdes, leur lien avec l'appareil circulatoire est d'autant plus net qu'ils se développent avec plus d'ampleur chez les hauts Vertébrés où la vie par le sang est plus intense et où leur rôle comme organes hématopoiétiques est par suite plus marqué.

On comprend dès lors que les glandes à sécrétion interne se sont développées comme des différenciations spéciales des systèmes auxquels elles se rattachent, et leurs fonctions, destinées à servir des éléments dérivés d'un même territoire embryonnaire qu'elles-mêmes, expliquent bien cette dérivation.

Parmi ces glandes des rapprochements nouveaux ont pu se produire secondairement entre des organes d'origine différente et les réunir en un tout apparemment unique, comme c'est le cas pour la capsule surrénale des Vertébrés supérieurs, mais l'anatomie et l'embryologie comparées montrent bien qu'il s'agit là d'une juxtaposition en quelque sorte accidentelle. La substance médullaire de la capsule surrénale se montre toujours comme un paraganglion et fonctionne comme telle, sa substance corticale est un dérivé de l'épithélium coelomique et son rôle antitoxique s'accorde bien avec la fonction excrétrice qui semble avoir été au début celle de cet épithélium (voy. Système urogénital, p. 517).

Il ne peut être question de faire ici une étude même incomplète des glandes à sécrétion interne, qui n'est pas dans le cadre de cet ouvrage. Nous donnerons seulement un aperçu de leur constitution histologique et quelques détails sur certaines d'entre elles dont il n'a pas encore été question jusqu'ici.

Au point de vue histologique, les glandes à sécrétion interne peuvent être divisées en deux groupes bien nets, dont les caractères sont bien différents. Ce sont les glandes du type épithélial et celles du type lymphoïde.

Au type épithélial appartiennent l'hypophyse, la thyroïde, les parathyroïdes, les organes surrénaux (paraganglions et substance cortico-surrénale), la glande interstitielle et les plexus choroïdes. Les follicules clos, les ganglions lymphatiques, les glandes hémolympatiques et la rate appartiennent au groupe lymphoïde, dans lequel on peut aussi, avec beaucoup d'auteurs, faire rentrer le thymus.

Les organes du type épithélial sont constitués par des cellules de forme régulière ou peu compliquée, s'accolant étroitement les unes aux autres sans interposition d'une substance fondamentale amorphe ou structurée, et montrant ainsi un des caractères fondamentaux du tissu épithélial. Ces cellules sont le plus souvent groupées en cordons pleins, fréquemment anastomosés entre eux et formant un réticulum dans les mailles duquel circulent des capillaires sanguins étroitement accolés aux cellules dont rien ne les sépare. Cette contiguité parfaite des cellules et de l'endothélium des capillaires sanguins est un des traits les plus distinctifs des glandes à sécrétion interne; elle explique le passage facile dans le sang des produits sécrétés ou inversement la fixation par la cellule de produits contenus dans le sang. Parfois les cordons cellulaires se creusent çà et là d'une lumière dans laquelle peut s'accumuler un produit de sécrétion d'aspect colloïde, comme cela s'observe dans certains cordons de l'hypophyse. Dans la thyroïde ce phénomène est porté à son maximum et la glande est composée d'une série de vésicules de tailles très diverses, tapissées d'une couche simple de cellules épithéliales cylindriques et renfermant de la substance colloïde.

Dans certaines de ces glandes les caractères épithéliaux des cellules sont moins nets, les éléments glandulaires étant peu groupés entre eux et disséminés au sein du tissu conjonctif comme c'est le cas pour la glande interstitielle du testicule, et jusqu'à un certain point aussi pour celle de l'ovaire, mais la structure épithéliale de cette glande devient si nette dans certains cas que sa réunion avec les glandes épithéliales est tout à fait justifiée. D'ailleurs, même dans les glandes interstitielles à éléments les plus disséminés l'opposition est si frappante entre leurs cellules et celles de l'autre type glandulaire considéré ici, le type lymphoïde, qu'elle ne peut être discutée.

Les glandes du type épithélial, comme toutes celles à sécrétion interne, du reste, n'ont point de canal excréteur, leurs produits se déversent dans le sang. De là le développement considérable du système vasculaire à leur niveau, et dans certains cas, lorsqu'il s'agit de glandes volumineuses comme la glande surrénale, l'existence d'une veine centrale qui est disposée par rapport aux capillaires de l'organe comme le canal excréteur d'une glande exocrine vis-à-vis des conduits excréteurs plus fins. Cette importance du système vasculaire dans ces glandes se trahit même lorsqu'il s'agit d'organes très petits comme, par exemple dans les îlots de Langerhans du pancréas, au niveau desquels les capillaires se dilatent d'une manière très marquée.

Parmi les glandes du type épithélial les plexus choroïdes méritent une mention particulière, car ils s'éloignent passablement de la structure générale, leurs cellules étant étalées sur un seul plan et non plus groupées en cordons. Ils forment donc une véritable surface sécrétante qui offre les plus grandes analogies avec les glandes exocrines. Ces analogies sont encore plus accentuées dans la *glande infundibulaire* ou sac vasculaire, qui n'est qu'une sorte de plexus choroïde, mais dont la disposition simule tout à fait celle d'une glande exocrine typique. Cette glande est constituée en effet par une partie de la paroi du plancher du cerveau, restée épithéliale, et qui se déprime pour former un cul-de-sac (sac vasculaire), annexé au troisième ventricule. L'épithélium de ce cul-de-sac se relève en plis nombreux, saillants à l'intérieur, et qui sur la coupe donnent tout à fait l'impression des cavités sécrétantes d'une glande. Chez les Poissons et les Amphibiens Anoures où la glande infundibulaire est très développée, sa face externe et ses plis sont parcourus par un riche réseau vasculaire qui lui

donne une teinte rouge très marquée et qui lui a valu son nom. Malgré son apparence sur les coupes, il est clair que cette glande n'est autre chose qu'un plexus choroïde évaginé au dehors de la cavité ventriculaire, tandis que les plexus choroïdes font, au contraire, saillie dans cette cavité, et qu'elle mérite, comme ces derniers, d'être comptée parmi les glandes à sécrétion interne.

Dans le type lymphoïde la constitution est toute différente. Ces organes consistent en une trame très fine de tissu réticulé bourrée de leucocytes qui sont de beaucoup les éléments prédominants de leur structure. Le tissu lymphoïde pouvant se développer partout où les leucocytes sont susceptibles de s'accumuler, les propriétés migratrices de ceux-ci entraînent une grande diffusion de ce tissu qui est disséminé en maints endroits et se montre en nappes étendues dans le chorion des muqueuses du tractus entodermique, particulièrement de celles de l'intestin grêle et de l'arbre bronchique. De ces nappes diffuses à leur condensation locale en petits nodules (points folliculaires ou même follicules clos) il y a toutes les transitions possibles, et il en résulte une difficulté très grande pour limiter et localiser les organes lymphoïdes. Mais si l'on ne peut, à cause de cette extrême diffusion, énumérer tous les points de l'organisme susceptibles de renfermer des follicules clos, il est du moins très facile de reconnaître ces derniers à leur forme et à leur élément caractéristique, le leucocyte, et particulièrement le lymphocyte. Les follicules clos se montrent comme de petites masses arrondies de tissu lymphoïde, renfermant un nombre énorme de leucocytes, et à leur centre un point germinatif plus clair dans lequel se produisent incessamment des lymphocytes nouveaux. Ce tissu serré de petites cellules rondes à protoplasme peu abondant et à noyau riche en chromatine est si différent des cellules volumineuses polyédriques, à protoplasme plus ou moins chargé de fines granulations qui caractérisent les glandes du type épithélial, qu'il ne peut y avoir de doute. L'irrigation sanguine du tissu lymphoïde, bien qu'assez riche, l'est toutefois beaucoup moins que celles des glandes épithéliales. Jamais on n'y trouve de dilatations vasculaires comme dans celles-ci et la riche vascularisation des glandes hémolympatiques est d'un tout autre type. Enfin, ce qui caractérise surtout les glandes lymphoïdes, c'est la nature de leur sécrétion. Ce sont des glandes *cytogènes* (CH. SEDGWICK MINOT), c'est-à-dire qui engendrent des cellules. Leur rôle est surtout de produire des lymphocytes. C'est par la production de ces derniers qu'elles interviennent dans la composition du sang, comme toutes les glandes à sécrétion interne, mais tandis que les glandes du type épithélial modifient la composition chimique de ce dernier, c'est sur sa composition histologique, sur le nombre de ses éléments figurés que les glandes lymphoïdes agissent. Et comme tous les globules sanguins paraissent dériver, suivant deux séries divergentes, la série leucocytaire et la série hématique, d'un même élément fondamental, le lymphocyte, les organes lymphoïdes producteurs de ces derniers se montrent en définitive comme les régénérateurs du sang.

Ceci dit sur la constitution histologique, examinons en particulier quelques glandes.

ARTICLE I. — GLANDES DU TYPE ÉPITHÉLIAL.

1. — Hypophyse.

L'hypophyse est une glande à sécrétion interne dont on a vu plus haut l'origine aux dépens de la poche de Rathke. La portion distale de l'invagination hypophysaire engendre à un moment donné, sur tout son pourtour, une série de cordons épithéliaux massifs qui s'entremêlent avec le mésenchyme ambiant et qui forment le lobe antérieur de la glande pituitaire. Ce lobe qui a, chez les animaux supérieurs, la forme d'un fer à cheval, embrasse dans sa concavité la tige pituitaire, prolongement du plancher cérébral. Il s'est séparé du stomodaeum par oblitération et régression de la portion proximale du conduit hypophysaire.

Certains auteurs n'admettent point, pour l'hypophyse, le schéma de constitution histologique indiqué ci-dessus, c'est-à-dire l'existence de cordons épithéliaux pleins, enchevêtrés et anastomosés, et lui attribuent une forme beaucoup plus voisine de celle des glandes exocrines ordinaires. Pour BELA HALLER, par exemple, elle est formée par un sac hypophysaire, s'ouvrant par un canal excréteur spécial au sein des espaces péricérébraux, c'est-à-dire entre la dure-mère et la pie-mère, où il déverse ses produits. Les parois du sac hypophysaire sont partout revêtues de petits tubes glandulaires creux, bien plus développés toutefois sur un côté du sac, où ils forment le principal massif glandulaire.

Quoi qu'il en soit, il est évident que l'hypophyse n'est aucunement un organe en régression (BELA HALLER), ni un organe rudimentaire. Sa signification est encore obscure et ne s'éclaircira qu'avec une étude physiologique et comparative approfondie. On a vu l'hypothèse de KUPFFER, rattachant l'hypophyse au paléostome; il faut signaler aussi la comparaison qu'en a faite JULIN avec la glande hypoganglionnaire des Ascidies qui, siégeant à la face profonde du ganglion nerveux comme l'hypophyse à celle du cerveau, s'ouvre au dehors par l'organe vibratile, canal comparable au conduit hypophysaire perméable de l'embryon. Mais on a objecté contre cette homologie l'origine entodermique de la glande hypoganglionnaire.

2. — Organes surréniaux (capsules surrénales).

Les organes surréniaux des Tétrapodes dérivent de l'union de deux sortes d'organes bien distincts par leur origine et qui restent toujours séparés chez les Cyclostomes et chez les Poissons. Ces organes sont : 1^o les corps suprarénaux; 2^o le corps interrénal.

A. Corps suprarénaux. — Les organes suprarénaux dérivent des ébauches des ganglions sympathiques et peuvent se rencontrer à côté de ces derniers partout où ceux-ci peuvent eux-mêmes être observés, d'où le nom de *paragan-glions* qui leur a été attribué (КОHN). Chez les Poissons et particulièrement chez les Sélaciens, où ils ont été bien étudiés, les organes suprarénaux consistent

en de petits corps épithéliaux, appendus au premier rameau des artères segmentaires (voy. p. 476) et faciles à distinguer par la teinte brune qu'ils prennent après l'action du bichromate de potasse (HENLE). Cette coloration, qui a fait donner aux cellules constituant les corps suprarénaux le nom de *chromaffines* (KOHN), est due à la présence de grains de sécrétion très fins, les *grains chromaffines* (GRYNFELTT), qui ne peuvent laisser aucun doute sur la nature glandulaire et épithéliale longtemps discutée de ces cellules. Les cellules chromaffines sont caractéristiques des paraganglions de tous les Vertébrés, qu'ils restent indépendants comme paraganglions (certains points du système sympathique des Mammifères), qu'ils deviennent des corps suprarénaux distincts (Poissons), ou qu'ils entrent dans la constitution des capsules surrénales dont ils forment la substance médullaire. Ces organes ont reçu de POLL le nom de *phæochromes*.

Les organes suprarénaux sont très étroitement accolés aux ganglions sympathiques; dans l'étendue de la cavité viscérale ils reçoivent d'habitude un rameau spécial de l'artère segmentaire correspondante qui leur fournit un riche réseau capillaire entrelacé avec les cordons épithéliaux qui forment leur propre substance. Ils contractent des rapports étroits avec le mésonéphros et sont fréquemment enfouis dans son épaisseur.

B. Organe interrénal. — L'organe interrénal, tantôt simple, tantôt formé de plusieurs organes développés à droite et à gauche de la ligne médiane, mais inégaux et asymétriquement placés, se distingue des précédents par sa teinte blanche ou jaune d'or, très visible sur le frais. Il se rencontre à l'état indépendant chez les Poissons seulement, et siège, comme l'indique son nom, entre les deux reins sur la ligne médiane, ou, lorsqu'il est fragmenté en plusieurs segments, sur le bord interne de chaque rein. D'une manière générale, mais sans que l'on puisse en faire un caractère absolu, il est en rapport plus direct avec les veines cardinales postérieures ou la veine interrénale qui engendre ces dernières chez les Squales, tandis que les suprarénaux sont plutôt en relation avec les artères segmentaires.

Les corps interréniaux représentent la substance corticale des capsules surrénales des Mammifères. Ils dérivent de l'épithélium coelomique par une série de bourgeons nés chez les Amniotes dans une région spéciale, la région surrénale limitée en dedans par la racine du mésentère, en dehors par l'éminence génitale (SOULIÉ). Ils jouent probablement un rôle antitoxique, la lécithine que renferment leurs cellules étant susceptible de fixer et d'annihiler certains poisons.

C. Capsule surrénale. — A partir des Amphibiens, chez tous les Tétrapodes la majeure partie des paraganglions s'unit avec la totalité des bourgeons embryonnaires de l'interrénal pour former la capsule surrénale. Il reste toujours certains paraganglions soit dans la région cervicale, soit dans la région coccygienne ou caudale qui ne passent pas dans la constitution de la capsule. De même, il peut arriver, anormalement, que certains bourgeons de substance corticale ne s'agglomèrent pas aux autres et se développent pour leur propre compte, formant des capsules surrénales aberrantes. Celles-ci sont constituées par de la substance corticale seule; mais il peut se rencontrer aussi deux autres variétés de surrénales aberrantes : les unes sont formées simplement d'épithélium chromaffine non aggloméré à la capsule et disséminé çà et là dans le sym-

pathique abdominal; les autres, qui méritent mieux que les deux premières le nom de capsules surrénales accessoires, sont formées par des parties détachées des capsules vraies et renferment comme elles les deux substances (SOULIÉ).

L'union des deux composants surrénaux est due sans doute au grand développement que prennent chez les Tétrapodes les viscères abdominaux et par suite leur système sympathique, développement si manifestement exprimé par l'inégalité de l'épisoma et de l'hyposoma dans la région du tronc, opposée à l'égalité presque parfaite qu'ils montrent chez les Poissons. Les paraganglions du sympathique abdominal, devenus plus volumineux et rapprochés les uns des autres par les anastomoses plus fréquentes des nerfs, ont eu avantage à se fusionner plus ou moins avec les éléments interréniaux et à former avec eux une nouvelle unité anatomique qui se fait une place à part dans la cavité viscérale. Le degré d'union des deux substances surrénales est d'ailleurs très variable. Elles sont simplement *accolées* l'une à l'autre chez les Amphibiens et les Reptiles. Leur mélange est plus intime chez les Oiseaux où cordons et îlots de substance médullaire sont *enchevêtrés* avec ceux de la substance corticale. Enfin, chez les Mammifères, il y a *englobement* des cordons de cellules chromaffines par la substance corticale qui les refoule au centre de l'organe, où ils forment la substance médullaire entourée de tous côtés par les cellules de l'interrénal qui constituent la substance corticale (SOULIÉ).

La situation de la capsule surrénale varie dans les diverses classes des Tétrapodes, d'après l'évolution des parties placées au voisinage de ses ébauches corticales qui semblent fixer sa situation primitive. Chez les Amphibiens l'organe surrénal reste sur la face ventrale du mésonéphros au niveau duquel la substance corticale s'est développée.

Chez les Amniotes il contracte des rapports étroits avec les gros vaisseaux de cette région (veine cave postérieure ou veine rénale), et ne suit point les restes du mésonéphros lorsque, chez les Mammifères, ils sont entraînés comme épiphore ou épидидyme plus ou moins loin de leur lieu d'origine, mais reste lié aux veines qui lui servent pour ainsi dire de canal excréteur. Cependant cette connexion essentielle n'exclut pas quelque variété dans la position de la capsule surrénale des Mammifères qui peut être en rapport avec le rein (Homme), ou sans rapport direct avec lui (Lapin). Chez les Sauropsidés elle siège au-dessus du rein et derrière l'organe génital.

Pour les autres glandes épithéliales endocrines, voy. Chap. II, p. 88.

ARTICLE II. — GLANDES DE LA SÉRIE LYMPHOÏDE.

Dans cette catégorie rentrent un grand nombre d'organes très différents dans leurs types extrêmes, mais reliés entre eux par de nombreux intermédiaires et dont le caractère essentiel est d'être formés de tissu lymphoïde.

On peut les diviser en trois groupes : 1° les glandes lymphatiques interstitielles; 2° les glandes vaso-lymphatiques; 3° les glandes vaso-sanguines.

1° Glandes interstitielles.

Les glandes lymphatiques interstitielles présentent tous les états de développement intermédiaires entre la simple infiltration lymphoïde diffuse nor-

male ou même accidentelle d'un chorion muqueux quelconque, et des organes bien individualisés comme les plaques de Peyer de l'intestin grêle par exemple. Toutes offrent ce caractère essentiel de n'être point interposées sur le trajet d'un vaisseau dont elles interrompraient le cours, comme le font les autres glandes lymphoïdes, mais d'être placées simplement au sein du tissu conjonctif, sous la forme d'amas plus ou moins bien délimités. Certaines ne peuvent être désignées comme de véritables organes à cause de leur diffusion et de leur variabilité : ce sont les nappes lymphoïdes des chorions muqueux. Après ces formes initiales doivent être cités certains amas lymphoïdes constants, présentant un volume suffisant et une indépendance relative assez grande pour être distingués du reste des organes dans lesquels ils sont placés. Tels sont les gaines lymphoïdes, formées dans l'épaisseur de l'adventice des vaisseaux mésentériques de certains Téléostéens (*Trigla*, *Cobitis*, etc.), les amas lymphoïdes saillants à la surface du bulbe artériel et du ventricule de l'Esturgeon, les amas lymphoïdes qui se mélangent intimement au tissu rénal chez beaucoup de Poissons, ceux qui existent en dedans de la ceinture scapulaire autour des grosses veines chez les mêmes animaux, etc. etc. Enfin, une forme encore plus parfaite de ces glandes lymphoïdes interstitielles est représentée par les follicules clos.

Ceux-ci sont des nodules arrondis, de diamètre variable, faciles à distinguer au milieu des tissus voisins. On les trouve dans différents points de la muqueuse tapissant le canal alimentaire, principalement au voisinage de l'entrée de ce dernier, dans tout le pourtour de l'isthme du gosier des Mammifères où ils forment les différentes amygdales (pharyngienne, palatine, linguale), dans l'intestin grêle où ils s'accumulent parfois en plaques de Peyer, et vers la terminaison du tube digestif, particulièrement dans la bourse de Fabricius des Oiseaux, appelée pour cela amygdale cloacale. Les follicules les mieux individualisés ne sont pas plus que les simples amas lymphoïdes des organes isolables, ils n'ont point de capsule propre et sont comme tous les organes de cette catégorie vraiment interstitiels, plongés au sein d'autres organes dont ils viennent simplement compliquer la structure. Ils entrent en rapport avec les vaisseaux sanguins ou lymphatiques, mais ces rapports diffèrent beaucoup de ceux que l'on observe dans les deux autres types. En effet, les follicules possèdent une vascularisation propre, ils sont irrigués par des capillaires sanguins qui prennent à leur niveau une disposition spéciale, mais ces capillaires leur sont fournis par des artères communes avec les organes qui les hébergent, et les veinules qui en sortent rentrent de même dans le réseau veineux de la muqueuse. Leur irrigation sanguine n'est qu'une modification locale de celle de l'organe où ils se trouvent, et ils ne changent pas plus par leur présence le type de cette circulation que ne le ferait un lobule adipeux accidentellement développé au même point. Il en est de même pour la circulation lymphatique, lorsque celle-ci existe dans les organes où des follicules se rencontrent. Les capillaires lymphatiques peuvent se développer énormément autour des follicules, les envelopper même de vastes sinus très largement communicants entre eux, comme cela s'observe autour des follicules de l'appendice vermiculaire du Lapin. Mais la distribution de ces capillaires n'est point pour cela modifiée d'une manière typique, leur cours n'est point interrompu et la lymphe n'est point obligée, pour poursuivre sa marche, de traverser à leur niveau des voies compliquées, elle les contourne simplement en les baignant largement. Ce n'est là qu'une adaptation des voies lymphatiques autour de centres lymphoïdes aussi importants que le sont les follicules, mais point du tout un changement de

structure, et ces voies ne forment pas plus que les voies sanguines un organe nouveau en se combinant d'une manière spéciale avec le follicule comme cela leur arrivera dans les deux types suivants :

2° Glandes vaso-lymphatiques ou ganglions lymphatiques.

Les glandes vaso-lymphatiques ou ganglions lymphatiques proprement dits sont des organes distincts, individualisés par une capsule, et développés sur le trajet des vaisseaux lymphatiques qu'ils interrompent. Ces ganglions sont formés par de la substance lymphoïde disposée en follicules et en cordons cylindriques (cordons folliculaires), anastomosés entre eux et avec les follicules, et par des voies lymphatiques transformées. Apparaissant après que les vaisseaux lymphatiques sont déjà formés, ils coupent ces derniers en deux tronçons, l'un périphérique et l'autre central, qui s'ouvrent chacun à l'intérieur de la capsule ganglionnaire. Le courant lymphatique est dès lors forcé de cheminer dans les espaces ménagés entre la capsule, les follicules et les cordons folliculaires et qui forment les *sinus*. Chez tous les Mammifères ces sinus sont rétrécis et rendus plus difficilement franchissables par la présence d'un réticulum qui les cloisonne et qui, retenant momentanément les leucocytes charriés par la lymphe, forme un obstacle assez efficace pour arrêter la plupart des injections. Le ganglion lymphatique est donc essentiellement un barrage interposé sur le parcours des vaisseaux lymphatiques et qui soumet la lymphe à un retard momentané, à une sorte de filtration physiologique pendant laquelle elle et son contenu, normal ou accidentellement modifié (infections), se trouvent mis en présence d'un grand nombre de leucocytes. Il est probable que cet obstacle apporté au cours de la lymphe a été la cause de la formation des valvules dans les vaisseaux lymphatiques des Mammifères.

Les ganglions lymphatiques vrais manquent absolument aux Cyclostomes, aux Poissons, aux Amphibiens. On en a signalé un dans le mésentère du Crocodile, mais il n'a pas encore été étudié histologiquement et il n'est pas sûr que ce soit un véritable ganglion. Ils apparaissent chez les Oiseaux où ils sont au nombre de deux paires, l'une à la base du cou sur les lymphatiques jugulaires, l'autre le long des lymphatiques qui suivent l'aorte abdominale.

Les ganglions lymphatiques des Oiseaux sont caractérisés par leurs sinus peu ou pas cloisonnés et par leur facile perméabilité à la lymphe et aux injections, opposée à la résistance au cours de la lymphe offerte par les ganglions des Mammifères (VIALLETON et FLEURY).

Les ganglions lymphatiques sont toujours nombreux chez les Mammifères. Ils sont placés soit dans le mésentère où ils apparaissent pour la première fois si l'on met à part le ganglion du Crocodile, soit à la racine des membres et le long du cou.

Les ganglions mésentériques sont rassemblés en une seule masse chez l'Ours, en deux chez la Belette. Chez le Chien, le Chat, etc., ils forment une masse principale volumineuse, le pancréas d'Aselli, et de petites masses accessoires. Chez les Herbivores, ils sont plus dispersés et il en est de même chez les Lémuriens, les Singes et l'Homme où ils sont très nombreux.

Les ganglions des membres et du cou sont chez les Mammifères moins nombreux, plus gros et plus ramassés que chez l'Homme.

3° Glandes vaso-sanguines.

Les glandes vaso-sanguines consistent essentiellement en tissu lymphoïde disposé en follicules ou en cordons groupés sous une capsule en un organe bien distinct, dans lequel des vaisseaux sanguins, développés d'une manière spéciale, permettent un contact plus ou moins intime et prolongé du sang avec le tissu lymphoïde. Étant données les modifications que les voies sanguines présentent à leur niveau, on peut dire que ces organes sont développés sur le trajet du sang, contrairement aux précédents, et n'ont rien à voir avec le cours de la lymphe. Si les plus gros d'entre eux possèdent des vaisseaux lymphatiques, ce ne sont que des vaisseaux *efférents*, qui accompagnent simplement les gros vaisseaux de l'organe, comme cela se produit dans beaucoup de cas.

Les glandes vaso-sanguines se distinguent, d'après le degré de développement de leur structure et de leur fonction, en deux groupes : 1° les glandes hémolympatiques ; 2° la rate.

a) *Glandes hémolympatiques.* — Les glandes hémolympatiques sont de petits organes découverts, il y a quelque vingt ans, dans la graisse prévertébrale qui accompagne les gros vaisseaux (aorte et veine cave inférieure) chez les Mammifères, où ils sont extrêmement nombreux. On les a trouvés aussi, plus concentrés, chez les Oiseaux. Chacun d'eux consiste en une capsule au-dessous de laquelle se trouve un grand sinus sanguin périphérique, communiquant par de nombreux sinus anastomosés entre eux avec un sinus central. Entre ces sinus et les séparant les uns des autres existent des cordons ou des îlots lymphoïdes en quantité variable, si bien que certaines glandes hémolympatiques renferment presque autant de tissu lymphoïde qu'un ganglion ordinaire, tandis que d'autres consistent surtout en un groupe de sinus sanguins à peine séparés par de petites îles lymphoïdes. Dans ces organes le sang est mis en contact intime et prolongé avec le tissu lymphatique, mais il paraît en être séparé d'habitude par l'endothélium des sinus.

b) *Rate.* — Dans la rate le contact du sang avec le tissu lymphoïde est beaucoup plus intime. La rate consiste en effet en une série de follicules (corpuscules de Malpighi, pulpe blanche) reliés entre eux par des cordons pulpaire (pulpe rouge) analogues à des cordons folliculaires, mais dans lesquels les capillaires venus des follicules se sont ouverts, si bien que le sang entre directement en contact avec la substance propre des cordons pulpaire dont les globules rouges arrivent à faire momentanément partie. Sorti de ces cordons, le sang passe dans des veinules qui courent entre les cordons eux-mêmes et forment leurs limites, de sorte que ceux-ci sont entourés de sang veineux dont ils ne sont séparés que par l'endothélium des veinules criblé de nombreux orifices pour le passage du sang contenu dans les cordons.

La rate est donc bien avant tout un organe lymphoïde placé sur le trajet du sang comme les ganglions le sont sur celui de la lymphe. Il n'est pas douteux que le sang y subisse une importante élaboration (destruction des globules vieillissants ou renfermant des parasites intraglobulaires, etc.).

La rate existe chez tous les Vertébrés, elle se développe initialement dans le territoire du mésentère et de l'intestin moyen et peut ensuite se rattacher secondairement à d'autres parties du tube alimentaire, comme l'estomac.

BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie de l'hypophyse est donnée p. 351. — Pour la thyroïde, voir outre les indications données p. 99 : PH. FISCHER. *Beitr. zur Kenntniss d. Gland. thyroidea*, etc. Arch. f. mikros. Anat., Bd XXV, 1885. — O.-A. ANDERSON. *Zur Kenntn. d. Morphol. d. Schilddrüse*. Arch. f. Anat. und Physiol. (Anat. Abth.), 1894. — A. KOHN. *Studien über d. Schilddrüse*. Arch. f. mikros. Anat., Bd XLIV, 1895. — J. GUIART. *Etude sur la glande thyroïde dans la série des Vertébrés*, etc. Thèse Médecine, Paris, 1896. — M. OTTO. *Beitr. zur vergl. Anatomie d. Glandula thyroidea... d. Säugetiere*. Inaug. Dissert., Freiburg in B., 1897. — J. RENAUT et POLICARD. *Sur le corps thyroïde des Cyclostomes*, Assoc. Anatomistes, 1909.

Capsule surrénale. — R. CHEVREL. *Sur l'anatom. du système nerveux grand sympathique des Elasmobranches et des Poissons osseux*. Thèse Sciences, Paris, 1889. — A. PETTIT. *Recherches sur les capsules surrénales*. Journ. de l'Anatomie, T. 32, 1896. — O. AICHEL. *Vergl. Entwickel. gesch. und Stammesgesch. d. Nebennieren*. Arch. f. mikros. Anat., Bd LVI, 1900. — A. GUIEYSSE. *La capsule surrénale du Cobaye*. Journal de l'Anatomie, T. 37, 1901. — A. KOHN. *Das chromaffine Gewebe*. Ergebn. d. Anat. und Entwickl., Bd XII, 1902-1903. — LE MÊME. *Die Paraganglien*. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd LXII, 1903. — V. DIAMARE. *Sullo sviluppo e morph. delle capsule suprarenali*. Bollet. Soc. Natur. Napoli, Vol. XVII, 1903. — ED. GRYNFELT. *Recherches anat. et hist. sur les organes surrénaux des Plagiostomes*. Bullet. Scient. de la France et de la Belgique, T. XXXVIII, 1903. — A. SOULIÉ. *Recher. sur le développ. des capsules surrénales chez les Vertébrés sup.* Journal de l'Anatomie, T. XXXIX, 1903. — VINCENT, SWALE. *A discussion of some points in connection with the suprarenal glands*, etc. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXXVIII, 1903. — P. MULON. *Les glandes hypertensives*, etc. Arch. génér. de Médéc., 1904. — R. MINERVINI. *Des capsules surrénales, développement, structure, fonctions*. Journ. de l'Anatomie, T. XL, 1904. — ED. GRYNFELT. *Recherches histologiques sur la capsule surrén. des Amphibiens*. Journ. de l'Anatomie, T. XL, 1904. — E. GIACOMINI. *Contributo alla conoscenza del sistema delle caps. surrenali dei Teleostei*, etc. Rendiconti della R. Acad. delle Scienze Istituto di Bologna, 1905. — H. POLL. *Die vergleich. Entwickel. Geschichte d. Nebennieren-Systeme d. Wirbeltiere*, in Handb. d. verg. und exp. Entwickl.-Lehre O. Hertwig's, Bd III, T. I, 1905.

Organes lymphoïdes. — ED. LAGUESSE. *La rate est-elle d'origine entodermique*, etc. Bibl. Anatom., T. II, 1894. — SAXER. *Ueber d. Entwickl. und d. Bau d. norm. Lymphdrüsen*, etc. Anatom. Hefte, Bd VI, 1896. — ED. RETTERER. *Epithélium et tissu réticulé (Sabot, Amygdales)*, Journ. de l'Anatomie, T. XXXIII, 1897. — PH. STÖHR. *Ueber die Entwickl. d. Darmlymphknötch.*, etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd LVI, 1898. — VINCENT, SWALE and HARRISON, H. SPENCER. *On the hæmolympghlands of some Vertebrates*. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXI, 1897. — J. BEARD. *The sources of Leucocytes and the true Fonction of Thymus*. Anat. Anzeig., Bd XVIII, 1900. — J. KOLLMANN. *Die Entwickl. d. Lymphknötchen*, etc. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abteil, 1900. — J. NUSBAUM und Th. PRYMAK. *Die Entwickl. d. lymphoïde Elemente d. Thymus*, etc. Anat. Anzeig., Bd XIX, 1901. — S. VIALLETON et St. FLEURY. *Structure des ganglions lymph. de l'Oie*. Comptes rendus Acad. Sciences, Paris, déc. 1901. — St. FLEURY. *Rech. sur la structure des ganglions lymph. de l'Oie*. Arch. Anatom. micr., T. V, 1902. — K. HELLY. *Die Blutbahnen der Milz*, etc. Arch. f. mikros. Anat., Bd LXI, 1902. — LE MÊME. *Hæmolympghdrüsen*. Ergebn. d. Anat. und Entwickl., Bd XII, 1902. — L. VIALLETON. *Lymphatiques valvulés et ganglions lymphat.* Bibliogr. Anatom., T. XII, 1903. — ED. RETTERER. *Parallèle des gangl. lymph. des Mammifères et des Oiseaux*. Comptes rend. Assoc. Anatomistes, 1902. — FR. WEIDENREICH. *Studien über das Blut*, etc. Arch. f. mikros. Anat., Bd LXV, 1904. — A. HAMMER. *Zur Histogenese und Involution d. Thymusdrüse*. Anatom. Anzeig., Bd XXVII, 1905. — J. JOLLY. *Recherches sur les gangl. lymphatiques des Oiseaux*. Arch. Anatom. micros., T. XI, 1910.

CHAPITRE VI

APPAREILS DE LA CIRCULATION

Les appareils servant à la circulation sont représentés par deux systèmes distincts : le *système vasculaire sanguin* et le *système lymphatique*. Bien que ce dernier dérive indubitablement du premier, sa constitution et sa distribution diffèrent assez de celles des vaisseaux sanguins pour que ces deux systèmes soient étudiés dans deux sections distinctes de ce chapitre.

SECTION I. — SYSTÈME VASCULAIRE SANGUIN

Le système vasculaire sanguin est un ensemble clos de conduits (vaisseaux) formant un cercle continu que le sang parcourt incessamment dans le même sens. Ces conduits ont toujours une paroi propre formée d'une couche unique de cellules épithéliales très larges et très aplaties (endothélium), et qui peut être renforcée par la présence de couches conjonctives et musculaires. En un point du système se trouve un large vaisseau, point de départ et d'arrivée de tous les autres, qui se développe fortement et présente une série de renflements ou de chambres, communiquant entre elles par des portions restées étroites, et munies de valvules disposées de manière à diriger le courant sanguin dans un sens déterminé : c'est le cœur. Une épaisse tunique musculaire formée de fibres striées se développe sur sa paroi et ainsi se forme l'organe moteur du sang.

Le système circulatoire d'un embryon de Sélacien long de 1 centimètre environ donne une bonne idée de cet appareil chez les Vertébrés. Il présente en effet déjà les parties essentielles qui entrent dans la constitution du cœur et possède les différents troncs vasculaires qui seront plus tard les voies principales de l'appareil circulatoire. Il comprend le cœur, un système artériel et un système veineux reliés par des capillaires.

Le cœur est situé dans la partie craniale du coelome, contre la face ventrale du pharynx. Il a la forme d'un tube contourné en S, libre dans sa partie moyenne par suite de la disparition du mésocarde dorsal, fixé au contraire à ses deux extrémités. Il est constitué par une paroi interne très mince, le *tube endothélial*. Cette paroi est entourée d'une lame mésodermique qui représente

à la fois l'endocarde et le myocarde. L'extrémité caudale ou veineuse du cœur fait suite au confluent du système veineux qui constitue le *sinus veineux* placé à la face ventrale du pharynx. Le sinus veineux s'ouvre sur la ligne médiane dans une chambre caudale du cœur qui a reçu le nom d'*oreillette* ou d'*atrium*. L'oreillette, à cause de la torsion en S du tube cardiaque, est située un peu à gauche; elle se continue dans la portion moyenne du tube cardiaque par un rétrécissement formant le *canal auriculaire*. Au canal auriculaire fait suite la portion moyenne du tube cardiaque légèrement renflée en ovoïde et qui constitue le *ventricule*. Le ventricule est situé à droite de l'oreillette et ventralement par rapport à elle. Il se continue sans ligne de démarcation bien tranchée avec un troisième renflement du tube cardiaque, le *bulbe du cœur*, qui émet par son extrémité craniale un tronc artériel puissant, origine des artères branchiales, le *tronc artériel* ou *aorte ventrale*. Le tronc artériel abandonne bientôt la cavité coelomique pour s'engager sous la face ventrale des arcs branchiaux. Les différentes parties du cœur des Sélaciens se retrouvent toujours, au moins à l'état embryonnaire, chez tous les Vertébrés.

Le système artériel est formé par les *arcs artériels* ou *aortiques* et par l'aorte et ses branches. Les arcs aortiques sont aussi nombreux que les arcs branchiaux, c'est-à-dire au nombre de six au début. Ils naissent du tronc artériel, dont ils partent en divergeant en avant et en arrière (voir fig. 43). Chaque arc aortique passe dans l'arc branchial correspondant et, arrivé au sommet de ce dernier, sur les côtés de la face dorsale de l'intestin pharyngien, il se recourbe caudalement pour constituer avec les arcs aortiques suivants un vaisseau longitudinal se dirigeant caudalement et vers la ligne médiane et qui forme une des racines

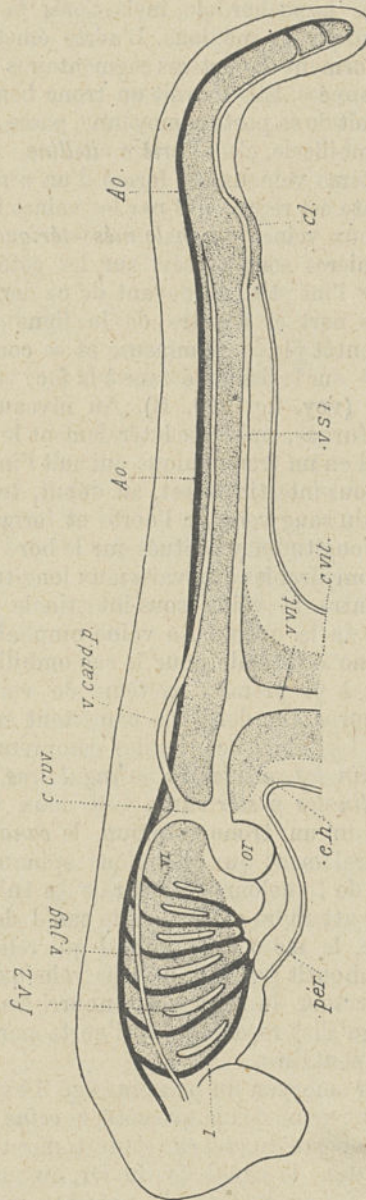


FIG. 231. — Premiers vaisseaux sanguins dans l'embryon d'un Sélacien (schématique).

I à VI, premier à sixième arcs aortiques; — Ao., aorte; — c. Cuv., canal de Cuvier; — cl., cloaque; — c. vit., conduit vitellin; — é. h., ébauche hépatique; — f. v. 2, deuxième fente viscérale; — or., oreillette; — pér., péricarde; — v. card. p., veine cardinale postérieure; — v. jug., veine jugulaire; — v. s. i., veine sous-intestinale.

de l'aorte. L'autre racine formée par les arcs du côté opposé a le même trajet, et toutes deux convergeant en arrière se réunissent en un tronc unique, l'*aorte dorsale* qui court sur toute la longueur du corps jusqu'à l'extrémité de la queue. Au début l'aorte dorsale est divisée en deux moitiés parallèles par la tige hypochondrale, mais après la disparition de cette dernière elle devient unique et médiane. L'aorte émet entre chaque somite une paire de branches formant les artères segmentaires qui sont du reste à ce moment fort peu développées. Elle fournit un tronc beaucoup plus important qui, partant du côté droit de sa portion moyenne, passe sur le canal vitellin et se rend sur la vésicule ombilicale, c'est l'*artère vitelline*.

Le système veineux est formé d'un certain nombre de troncs dont le premier en date est représenté par les veines intestinales. Ces dernières comprennent les deux veines *omphalo-mésentériques* et la veine *sous-intestinale*. Les deux premières sont placées sur les côtés du canal vitellin et sur la face ventrale de l'intestin, au-devant de ce dernier. Elles se jettent dans le sinus veineux de part et d'autre de la ligne médiane. L'une d'elles, la gauche, devient bientôt plus volumineuse et se continue caudalement avec une grosse veine placée sur la ligne médiane à la face ventrale de l'intestin, la veine sous-intestinale (voy. fig. 249, B). Au niveau du renflement cloacal cette dernière se bifurque, embrasse latéralement le renflement cloacal et se reconstitue derrière lui en un tronc unique qui suit l'intestin caudal sur toute sa longueur. La veine sous-intestinale est, au début, très puissante; elle constitue la voie de retour du sang venu de l'aorte et forme avec cette dernière un couple de vaisseaux longitudinaux situés sur le bord dorsal et sur le bord ventral de l'intestin et comparables aux vaisseaux longitudinaux des Annélides. La communication entre la veine sous-intestinale et l'aorte se fait principalement à l'extrémité de la queue. La veine omphalo-mésentérique gauche donne une grosse branche latérale pour le sac ombilical, la *veine vitelline*.

Bientôt à ce premier système de veines intestinales s'ajoute celui des veines du corps. Ces dernières consistent en deux troncs parallèles, les *veines cardinales*. Les veines cardinales comprennent deux vaisseaux antérieurs, les *veines cardinales antérieures* ou *jugulaires*, et deux vaisseaux postérieurs, les *veines cardinales postérieures*. Les deux veines cardinales du même côté se réunissent en un tronc commun, le *canal de Cuvier* situé sur les côtés du corps, latéralement aux ganglions spinaux, et par suite séparé par toute l'épaisseur de la colonne vertébrale du tube intestinal contre lequel repose le cœur. Pour atteindre ce dernier, le canal de Cuvier s'engage dans un pont mésodermique, le *mésocarde latéral* qui relie la somatopleure à la splanchnopleure, et aboutit par lui au sinus veineux. Les veines cardinales constituent la voie de retour du sang qui a nourri les parois du corps et la masse rachidienne et qu'elles reçoivent de l'aorte par l'intermédiaire des artères et des veines segmentaires.

Dans un embryon un peu plus âgé il existe en outre, dans la paroi latérale du corps, une veine de chaque côté, la *veine latérale* qui partant du pourtour du cloaque au niveau duquel elle s'anastomose avec la veine sous-intestinale, vient déboucher dans le canal de Cuvier, au voisinage du point où pénètrent les cardinales. La veine latérale présente une grande importance parce qu'elle répond aux veines ombilicales des Amniotes qui jouent un rôle si considérable dans l'embryon de ces derniers.

Dans l'embryon des Sélaciens le sinus veineux se montre avec un déve-

loppement parfait; il a la forme d'un tube placé transversalement à la face ventrale du pharynx et qui reçoit toutes les veines, à savoir : les deux canaux de Cuvier, les veines latérales et enfin deux grosses veines venues de chacun des lobes du foie, les *veines hépatiques*. Ces dernières résultent de la transformation des veines omphalo-mésentériques dont elles représentent par leur embouchure dans le sinus la partie proximale, elles ramènent au cœur le sang de l'intestin.

A côté de cet appareil circulatoire embryonnaire on peut envisager celui du Poulet qui a été beaucoup étudié et qui peut fournir quelques observations intéressantes pour l'histogénèse du système vasculaire.

Les vaisseaux dans l'embryon du Poulet naissent à la périphérie du blastoderme, assez loin du corps de l'embryon, dans l'aire vasculaire. Ils

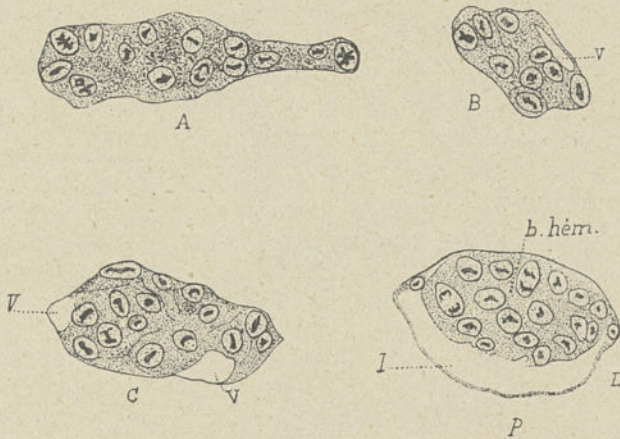


FIG. 232. — *Germes vasculaires de l'embryon du Poulet, d'après Uskow.*

A, germe plein; — B et C, creusement des premières vacuoles *v.*, *v.*, au sein des germes; — D, les vacuoles ont conflué pour former la lumière du vaisseau, *l.*; — *p.*, paroi du vaisseau; — *b. hém.*, berceau des hématies.

apparaissent à ce niveau sous la forme de masses plasmodiales riches en noyaux, les *germes vasculaires* de USKOW. Les germes vasculaires naissent dans le bourrelet entodermo-vitellin du germe, mélange de vitellus nutritif et d'une partie encore insegmentée du vitellus plastique que l'on peut considérer comme d'origine entodermique à cause de sa continuité parfaite avec l'entoderme et de sa transformation graduelle en entoderme du sac vitellin.

Les germes vasculaires s'anastomosent entre eux et forment un réseau de mailles à nœuds fort développés, vus par les premiers observateurs et décrits par eux comme *îlots de sang* (îlots de Wolff des embryologistes actuels). Ces îlots forment en effet les globules rouges du sang en même temps que les vaisseaux qui les renferment. Les germes vasculaires, d'abord pleins, se creusent çà et là de vacuoles remplies de liquide. Ces vacuoles s'agrandissent et confluent les unes avec les autres, rejetant à la périphérie la substance du germe où elles ont pris naissance, et la réduisant à une mince membrane protoplasmique semée de noyaux qui limite le germe vasculaire. Cette membrane, première paroi du

vaisseau, représente la couche la plus interne de ce dernier et qui est constituée plus tard par un endothélium. Les vacuoles confluentes forment la lumière du vaisseau. Dans les points où les germes vasculaires sont très épais et particulièrement dans les nœuds du réseau; le creusement de la lumière ne fait pas entièrement disparaître la substance propre du germe, mais la laisse persister sous la forme de gros amas plus ou moins arrondis (berceaux des globules rouges de KÖLLIKER) qui font saillie dans le confluent élargi où ils sont placés et se transforment peu à peu en globules rouges du sang qui tombent dans le liquide environnant.

Les germes vasculaires partis du pourtour du blastoderme gagnent peu à

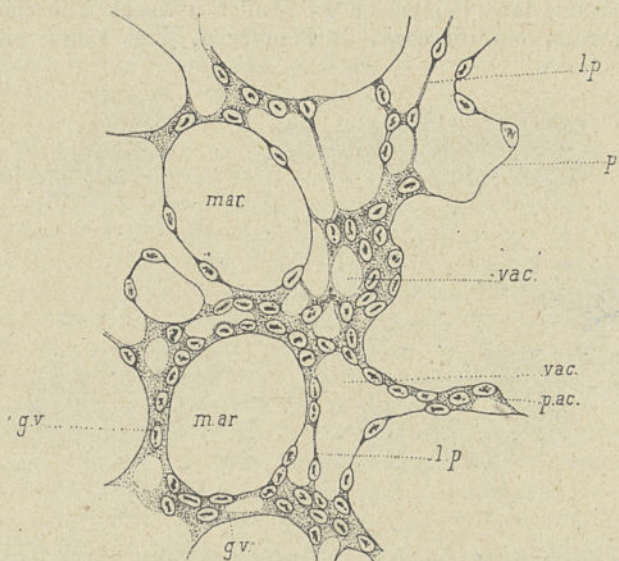


FIG. 233. — Une portion du réseau vasculaire destiné à former l'aorte chez un embryon de Poulet à huit protovertèbres.

g. v., germes vasculaires formant des cordons à peine vacuolisés; — *l. p.*, lames protoplasmiques persistant dans la lumière des vaisseaux en partie formée; — *m. ar.*, mailles arrondies du réseau; — *p.*, paroi des vaisseaux; — *p. ac.*, pointe d'accroissement émise par le réseau vasculaire; — *vac.*, vacuoles.

peu le centre de ce dernier occupé par l'embryon qu'ils pénètrent. La pénétration de l'embryon par les germes vasculaires se fait par deux points principaux : 1° par la face craniale du canal vitellin; 2° par les bords latéraux de ce dernier. A cause même de la formation de l'intestin pharyngien, les germes vasculaires qui abordent l'embryon par le bord cranial du canal vitellin sont placés à la face ventrale de l'intestin pharyngien, contre laquelle ils prennent place en se glissant entre l'entoderme et son revêtement mésodermique qu'ils soulèvent. Ces germes fourniront le cœur et les arcs aortiques. Ceux qui abordent l'embryon par les côtés du canal vitellin sont naturellement placés sur la face dorsale de l'intestin qui n'est pas encore disposé en tube à ce niveau, et comme le canal vitellin est très large, puisqu'il s'étend de l'intestin pharyngien jusqu'à l'extrémité caudale pour ainsi dire, l'embryon étant ouvert sur toute sa face ventrale

et étalé à plat, ils forment de chaque côté une nappe vasculaire qui s'étend vers l'embryon en passant entre l'entoderme et la lame splanchnique du mésoderme. Cette nappe vasculaire ne dépasse pas tout d'abord le bord latéral des proto-vertèbres, et les germes vasculaires qui se trouvent sur son bord interne à ce niveau s'unissent en un vaisseau longitudinal, l'aorte, qui court parallèlement à la corde de chaque côté de la ligne médiane. L'aorte ainsi formée ne tarde pas à s'unir cranialement avec les arcs aortiques engendrés par les germes venus d'une autre voie, et le premier cercle vasculaire est établi. Le sang, poussé par le cœur, traverse les arcs aortiques et les aortes primitives, et se répand par les nombreuses branches latérales de ces dernières dans l'aire vasculaire, d'où il revient par les veines omphalo-mésentériques formées aux dépens des germes vasculaires situés sur les côtés de la face craniale du canal vitellin et qui viennent se jeter dans l'extrémité caudale du cœur. Plus tard les voies artérielles très nombreuses qui conduisaient le sang des aortes dans l'aire vasculaire se réduisent peu à peu, puis disparaissent totalement dans la partie postérieure des aortes, tant à cause de la formation du mésentère que par suite du rétrécissement du canal vitellin, et elles ne sont plus représentées finalement que par deux gros vaisseaux, les *artères vitellines*. Pendant ce temps, les veines cardinales et les conduits de Cuvier se sont formés pour ramener le sang du corps de l'embryon. Un peu plus tard apparaissent les veines ombilicales. Celles-ci entrent par leur extrémité distale en rapport avec un organe nouveau, la vésicule allantoïde, et prennent une importance considérable parce que cette vésicule sert à la respiration chez les embryons de tous les Amniotes et que, par conséquent, les veines ombilicales deviennent les conduits du sang artérialisé.

L'origine entodermique des germes vasculaires n'est pas admise par tous les auteurs et l'histogenèse du système vasculaire comporte encore beaucoup de points discutés pour lesquels nous renvoyons à l'article de RÜCKERT et MOLLIER, indiqué à la bibliographie.

Le mode de formation du cœur aux dépens des germes vasculaires diffère un peu suivant qu'il prend naissance après que l'intestin pharyngien est déjà bien développé et complètement fermé en dessous, ou bien lorsque la fermeture n'est pas encore complète. Dans le premier cas (Poissons, Amphibiens), les germes vasculaires destinés à le former sont unis sur la ligne médiane dès le début en un cordon simple, et dès que ce dernier se creuse, le tube qu'il en-

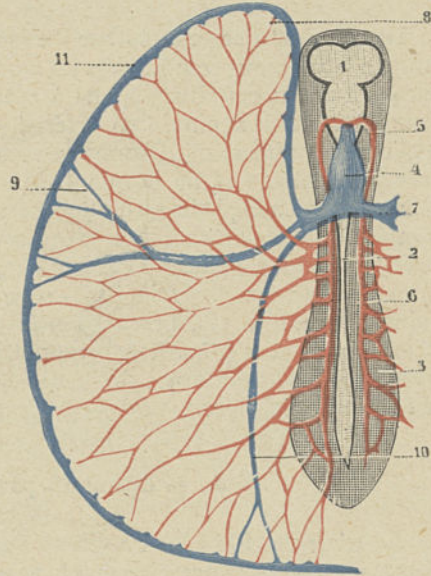


FIG. 234. — Premiers vaisseaux de l'embryon du Poulet (schématisation).

- 1, vésicule cérébrale antérieure; — 2, moelle; — 3, corps de l'embryon; — 4, cœur; — 5, arc aortique; — 6, aorte primitive; — 7, veine omphalo-mésentérique; — 8, veine vitelline antérieure; — 9, veine vitelline latérale; — 10, veine vitelline postérieure; — 11, sinus terminal.

gendre est unique. Si, au contraire, les germes vasculaires sont présents avant la fermeture complète du pharynx, ils forment de chaque côté un tube endothélial creux et le cœur est double comme c'est le cas chez le Poulet et la plupart des Amniotes. D'ailleurs ces deux tubes endothéliaux ne tardent pas à se fusionner en un seul et l'ébauche cardiaque a bientôt la forme typique.

ARTICLE I. — CŒUR.

Le cœur est l'organe moteur du sang. Il est simple lorsqu'un seul courant sanguin le traverse, comme chez les animaux à respiration branchiale; il se cloisonne en chambres situées l'une à côté de l'autre, lorsqu'il est parcouru par deux courants sanguins, l'un artériel et l'autre veineux, chez les animaux à respiration pulmonaire. Comme la respiration pulmonaire succède à la respiration branchiale et ne la remplace complètement que peu à peu, le cloisonnement longitudinal du cœur qui est nécessaire pour la séparation intérieure complète des deux courants sanguins ne s'établit aussi que graduellement. Il s'effectue tout d'abord à l'aide de lames incomplètes qui arrivent cependant, comme on le verra plus loin, à séparer assez parfaitement les deux courants sanguins pendant la vie, grâce au mécanisme de la contraction du ventricule (Amphibiens et la plupart des Reptiles). Enfin chez les Oiseaux et les Mammifères, les cloisons internes du cœur sont absolument complètes à partir de la naissance, et la séparation des deux sangs est toujours conservée.

A. — Animaux pourvus de branchies.

Le cœur des Poissons ne diffère guère de celui de l'embryon décrit précédemment que par l'accroissement de ses différentes parties et par leur accollement plus intime qui masquent son asymétrie primitive. Chez les Sélaciens, les Ganoides et les Téléostéens le cœur offre assez de ressemblances pour qu'il y ait avantage à l'étudier simultanément dans ces trois groupes, malgré les différences importantes qui séparent celui des Téléostéens de celui des deux autres groupes.

Sélaciens et Téléostomés. — Le sinus veineux est placé à la face antérieure ou craniale du diaphragme et fait saillie dans la cavité péricardique. Il est nettement individualisé et séparé de l'oreillette par un rétrécissement qui lui forme comme un goulot. Il s'ouvre dans l'oreillette par un orifice muni de deux valvules. L'oreillette primitivement située du côté gauche s'est développée dans tous les sens, de manière à occuper toute la partie dorsale de la loge péricardique et à recouvrir plus ou moins complètement le ventricule et le bulbe du cœur, qu'elle dépasse parfois sur les côtés, envoyant des prolongements latéraux vers la partie ventrale de la loge péricardique. La paroi de l'oreillette est mince et présente une musculature disposée en travées grêles formant un réticulum, compris pour la majeure partie dans l'épaisseur même de la paroi, tandis que de rares travées, librement saillantes dans la cavité auriculaire, parcourent cette dernière sur une certaine étendue entre leurs deux points d'attache à la paroi. A cause de la position primitive de l'oreillette à gauche, l'orifice atrio-ventriculaire est situé un peu à gauche de la ligne médiane. Il

conduit dans le ventricule et présente deux valvules auriculo-ventriculaires saillantes dans la lumière de ce dernier.

Le ventricule occupe à peu près toute la portion ventrale de la cavité péricardique, sur laquelle il se moule en quelque sorte, de telle manière que sa forme s'éloigne de celle du ventricule des autres Vertébrés. En effet, sa partie caudale appliquée contre le diaphragme est large, tandis que sa partie craniale située dans la portion effilée du péricarde est beaucoup plus étroite. Le ventricule offre donc à peu près l'aspect d'un cône dont le sommet est tronqué pour laisser place au bulbe du cœur, et dont la base appliquée contre la paroi postérieure du péricarde est légèrement convexe. Les parois du ventricule sont très épaisses; des travées musculaires puissantes font saillie à leur face interne

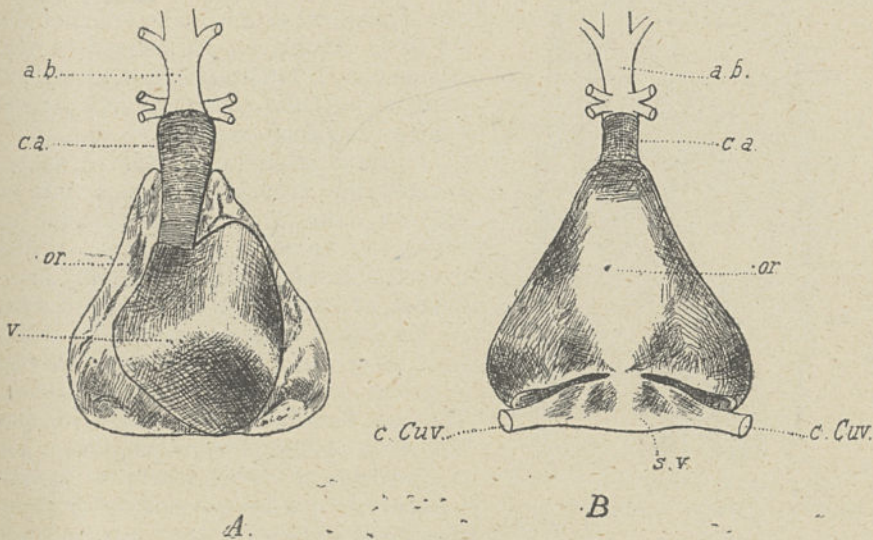


FIG. 235. — Cœur d'un Sélacien (*Acanthias*).

A, vu par sa face ventrale; — B, vu par sa face dorsale.

a. b., artère branchiale (aorte ventrale); — c. a., cône artériel; — c. Cuv., canal de Cuvier; — or., oreillette; — s. v., sinus veineux; — v., ventricule.

et laissent entre elles des vides où la lumière du ventricule se prolonge de manière à donner à la paroi un aspect spongieux. A cause de son épaisseur cette paroi est résistante et ne se laisse pas déprimer aisément avec le doigt comme le fait celle de l'oreillette qui cède aux moindres pressions. La lumière du ventricule est étroite.

Le ventricule se continue en avant avec le bulbe du cœur que l'on désigne ordinairement chez les Sélaciens sous le nom de *cône artériel*. Le cône artériel a, comme l'indique son nom, une forme conique ou mieux ovoïdo-conique. Sa paroi est épaisse et munie d'une puissante musculature striée, réticulée comme celle du reste du cœur. Elle est pourvue intérieurement d'un grand nombre de valvules disposées en séries les unes derrière les autres, d'avant en arrière, et qui forment quatre rangées longitudinales et quelquefois encore davantage. Ces valvules dérivent de bourrelets longitudinaux qui se forment chez l'embryon à la paroi interne du bulbe aux dépens de l'endocarde. Ces bourrelets parais-

sent être subdivisés ultérieurement en valvules superposées, par le choc en retour du sang pendant la diastole ventriculaire (GEGENBAUR, HOCHSTETTER).

Le cône artériel est absolument caractéristique des Sélaciens et des Ganoides. Il paraît s'atrophier de très bonne heure chez les embryons des Téléostéens, si même il existe chez tous, et il n'est guère représenté chez l'adulte que par une ou deux valvules de la rangée proximale. A la place qu'il occupait chez les Sélaciens, on observe chez les Poissons osseux un renflement sphérique du tronc artériel qui lui ressemble extérieurement, mais qui s'en distingue parce

que sa musculature est formée de fibres lisses et parce qu'il ne constitue jamais une division du cœur; c'est ce que l'on appelle le *bulbe artériel*, qu'il ne faut pas confondre par conséquent avec le bulbe vrai ou bulbe du cœur. Au niveau du passage du ventricule dans le bulbe artériel se trouve une paire de valvules sigmoïdes qui gardent l'entrée de l'aorte ventrale.

Le tronc artériel ou aorte ventrale ou encore artère branchiale qui fait suite au bulbe a dans la cavité péricardique un trajet très court. Il se continue au delà de cette dernière dans les artères branchiales, et sera décrit avec ces dernières.

En dehors de ce qui regarde le bulbe, la structure du cœur est la même chez les Sélaciens, les Ganoides et les Téléostéens. Toujours l'oreillette occupe la moitié dorsale de la cavité péricardique, tandis que le ventricule et le bulbe occupent sa moitié ventrale. Parfois cependant l'oreillette plus développée se prolonge par ses bords jusque dans cette dernière.

Cyclostomes. — Le cœur de ces Poissons mérite d'être étudié à part, car il montre combien certaines modifications de la structure du corps peuvent retentir profondément sur l'organisation cardiaque et la rendre finalement très différente de la forme fondamentale commune à tous les Vertébrés au début de leur développement.

J'étudierai ici particulièrement le cœur des Lamproies, renvoyant pour la comparaison qui peut en être faite avec celui des autres Cyclostomes, à mon travail de 1903 indiqué à la bibliographie.

Dans l'embryon de la Lamproie, le cœur offre la disposition ordinaire; il présente une oreillette qui occupe la partie gauche, un ventricule et un bulbe artériel qui passe dans l'artère branchiale. Le sinus veineux qui lui fait suite caudalement reçoit de chaque côté un canal de Cuvier ramenant le sang des deux veines cardinales. Celles-ci sont assez rapprochées de la ligne médiane, bientôt il se forme entre elles, dorsalement par rapport à l'intestin, et au

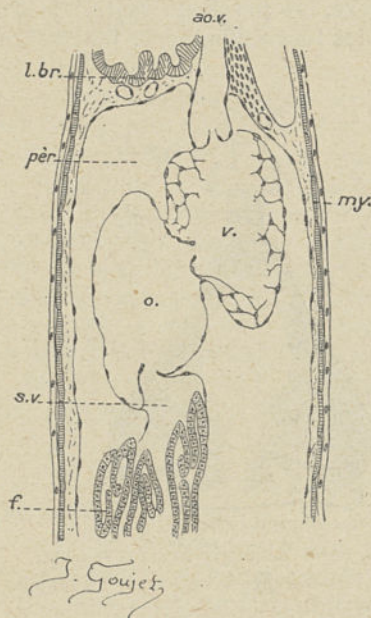


FIG. 236. — Coupe frontale d'un embryon d'Ammocète montrant les diverses chambres du cœur.

ao. v., aorte ventrale avec les valvules du bulbe; — f., foie; — l. br., lame branchiophore; — my., myotome; — o., oreillette; — pér., péricarde; — s. v., sinus veineux avec les valvules sinu-auriculaires; — v., ventricule avec les valvules auriculo-ventriculaires.

niveau des canaux de Cuvier, une anastomose transversale qui les réunit (GÖTTE). Consécutivement à la formation de cette anastomose le canal de Cuvier gauche et la partie correspondante du sinus s'atrophient et le sang de la moitié gauche du corps est amené au sinus veineux par l'anastomose et par le canal de Cuvier droit. Le reste du sinus veineux s'étend sur la face craniale du foie dont il reçoit les vaisseaux efférents et en particulier une grosse veine située le long du bord ventral de ce dernier et adhérente à la paroi abdominale au niveau du méso-hépatique antérieur, la veine *hépatique ventrale*. La présence de cette veine et le fait de l'existence d'un seul canal de Cuvier à droite, joints au faible diamètre de l'intestin, font que le sinus veineux prend une direction verticale et traverse de haut en bas toute la hauteur de la cavité coelomique. Le

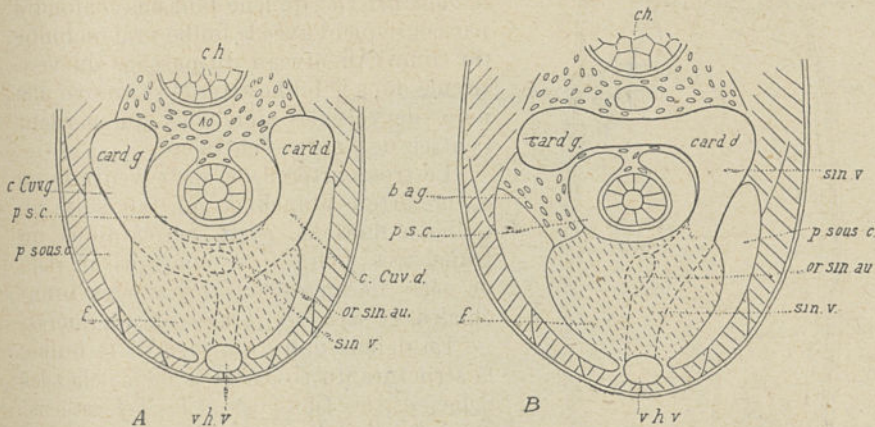


FIG. 237. — Formation du sinus veineux chez la Lamproie (schématique).

A. Larve très jeune avec deux canaux de Cuvier. — B, Forme définitive du sinus veineux.

Les coupes passant par l'extrémité craniale du foie sont vues d'arrière en avant, les organes occupent ainsi leur place naturelle.

Ao., aorte; — b. a. g., bourrelet adipeux gauche (remplaçant en B le canal de Cuvier correspondant). — card. d., veine cardinale droite; — card. g., veine cardinale gauche; — c. Cuv. d. et c. Cuv. g., canaux de Cuvier droit et gauche; — ch., chorde; — f., foie; — or. sin. au., orifice sinu-auriculaire; — p. s. c., passage sus-cardiaque; — p. sous-c., passage sous-cardiaque; — sin. v., sinus veineux; — v. h. v., veine hépatique ventrale.

sinus veineux devient donc vertical, contrairement à celui des autres Poissons qui est transversal. Mais un autre vaisseau vient encore compléter cette disposition et étendre le domaine du sinus veineux, c'est la veine *branchiale impaire*. On appelle de ce nom une grosse veine qui, placée sur le plancher de la cavité péricardique, dans le plan sagittal, se jette d'une part dans le sinus veineux, au niveau du point où ce dernier reçoit la veine hépatique ventrale et qui, d'autre part, se continue en avant du péricarde dans deux veines longitudinales placées dans la paroi ventrale de la région branchiale. Toute la portion de la veine branchiale impaire située dans le péricarde prend une musculature striée et réticulée analogue à celle du cœur et forme avec le reste du sinus veineux situé cranialement au foie et le canal de Cuvier droit, un seul et même organe, le *sinus veineux définitif*. Celui-ci se sépare de plus en plus des organes ambiants, foie et péricarde, et forme enfin chez l'adulte un tube large

situé dans le plan sagittal et qui, s'enfonçant entre l'oreillette située à gauche et le ventricule rejeté à droite, décrit une courbe à concavité craniale autour du canal auriculaire en se moulant en quelque sorte sur lui.

Cette forme et cette situation anormales du sinus veineux entraînent une modification dans les rapports réciproques de l'oreillette et du ventricule. L'oreillette au lieu d'être placée dorsalement au ventricule dans la cavité péricardique occupe la moitié gauche de cette cavité, tandis que le ventricule occupe sa moitié droite. Cette situation est évidemment exigée par la présence du sinus veineux qui devrait subir, si le ventricule et l'oreillette prenaient leur situation habituelle, une torsion préjudiciable à son fonctionnement. D'autre part la situation habituelle du ventricule et de l'oreillette a une tendance à se produire par le fonctionnement naturel des parties. En effet, dans

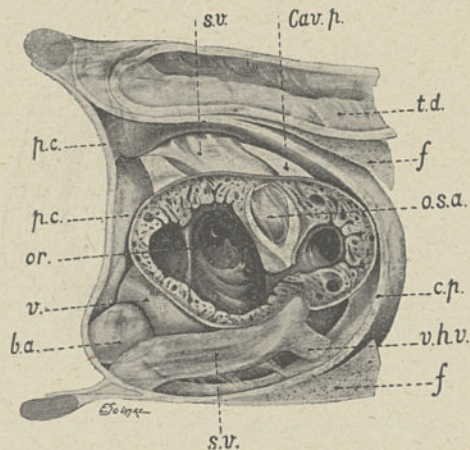


FIG. 238. — Cœur de Lamproie en place dans le péricarde.

Le péricarde a été enlevé à droite et à gauche, comme la moitié externe de l'oreillette qui cachait le sinus veineux.

b. a., bulbe artériel; — c. p., cartilage péricardique; — cav. p., cavité péricardique; — f., foie; — or., oreillette; — o. s. a., orifice sinu-auriculaire; — p. c., paroi craniale du péricarde; — s. v., sinus veineux; — t. d., tube digestif; — v., ventricule; — v. h. v., veine hépatique ventrale.

la systole ventriculaire la contraction des muscles tend à ramener le ventricule sur la ligne médiane, car elle prend son point d'appui sur le bulbe qui est fixé à la paroi ventrale de la région branchiale. Mais il se produit une disposition particulière qui empêche ce redressement du ventricule et le maintient dans la moitié droite du péricarde. Un ligament court s'établit entre le ventricule et la paroi droite du péricarde et fixe solidement le ventricule à cet endroit, et des adhérences, moins solides cependant que ce dernier, s'établissent entre l'oreillette et la paroi gauche du péricarde (voy. fig. 222).

Dipneustes. — Le cœur des Dipneustes présente une modification en rapport avec l'établissement chez ces Poissons d'une respiration pulmonaire. Le cœur a la forme habituelle et comprend une oreillette, un ventricule et un bulbe ou cône artériel. Mais l'oreillette est divisée, bien qu'imparfaitement, par une cloison sagittale, au côté droit de laquelle débouche le sinus veineux, tandis

qu'à son côté gauche s'ouvre la veine pulmonaire. Il se fait ainsi une oreillette droite et une oreillette gauche imparfaitement séparées. La cloison auriculaire se continue dans le ventricule par une lame musculaire perforée, formée de travées musculaires anastomosées entre elles, et cette cloison divise aussi imparfaitement le ventricule en deux loges correspondant aux oreillettes droite et gauche. Enfin, le bulbe du cœur est aussi partiellement subdivisé, par une rangée de valvules disposées suivant une ligne spirale, en deux moitiés s'enroulant l'une autour de l'autre. De ces deux tubes, celui qui correspond à la chambre droite du ventricule vient s'ouvrir dans les deux dernières paires d'arcs aortiques, tandis que celui qui part de la partie gauche se continue dans

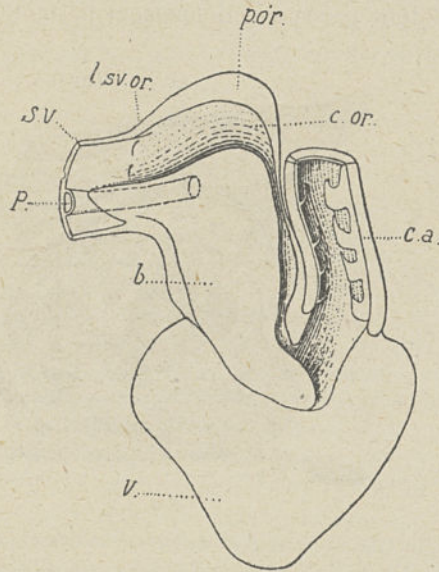


FIG. 239. — Cœur de *Ceratodus*, coupe sagittale passant un peu à droite du plan médian, d'après Boas.

b, bourrelet sagittal cloisonnant l'oreillette; — *c. a.*, cône artériel; — *c. or.*, cavité de l'oreillette; — *l. s. v. or.*, limite du sinus veineux et de l'oreillette; — *p.*, veine pulmonaire (son trajet derrière le bourrelet en pointillé); — *p. or.*, paroi de l'oreillette; — *s. v.*, sinus veineux; — *v.*, ventricule.

le tube qui fournit les premiers arcs aortiques. Le sang revenu des poumons dans la moitié gauche du cœur est donc porté dans les artères branchiales antérieures qui irriguent des arcs munis de feuillets respiratoires. Cette disposition peut sembler étonnante au premier abord, et l'on se demande pourquoi du sang déjà artérialisé est précisément lancé dans la partie du système aortique où il peut s'hématoser encore. Mais elle s'explique si l'on réfléchit que chez les *Dipneumones* les premiers arcs branchiaux n'ont pas de lamelles respiratoires, et que chez *Ceratodus* le poumon vient en aide aux branchies lorsqu'elles deviennent insuffisantes. Dans les deux cas la respiration pulmonaire permet de fournir aux premiers arcs aortiques et aux vaisseaux céphaliques qui en dépendent du sang artérialisé.

B. — Animaux pulmonés.

Chez les Pulmonés le cœur se complique beaucoup. Ses cavités primitives se cloisonnent et il se produit en fin de compte chez les Oiseaux et chez les Mammifères une séparation complète des deux sangs. Au début, chez l'embryon, le cœur ressemble à celui des Poissons et présente une oreillette, un ventricule et un bulbe. L'oreillette est située un peu à gauche, le bulbe et le ventricule sont situés fortement à droite et décrivent une courbe très marquée. Dans la suite du développement, tandis que l'oreillette reste en place, le ventricule se porte fortement au-dessous d'elle et dans la direction caudale, en même temps, la portion de la paroi dorsale du ventricule qui était comprise entre l'orifice atrio-ventriculaire et l'orifice du bulbe dans le ventricule se rétrécit beaucoup, de telle manière que ces deux orifices se rapprochent l'un de l'autre.

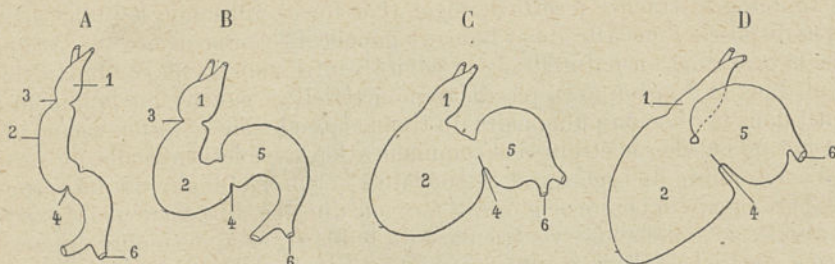


FIG. 240. — Schéma général montrant, pour tous les Vertébrés pulmonés, le passage du cœur en S à sa forme définitive (les différentes parties sont supposées dans le même plan).

A, B, C, D, quatre stades successifs.

1. Bulbe du cœur; — 2, ventricule; — 3, rétrécissement séparant le bulbe du ventricule (détroit de Haller); — 4, canal auriculaire; — 5, oreillette; — 6, extrémité veineuse du cœur.

Par suite, l'anse formée par le tube cardiaque est beaucoup plus fermée. En même temps le ventricule présente une pointe qui est dirigée caudalement, et il prend ainsi une forme qui diffère de celle des Ichthyopsidés. Par suite de ce recul du ventricule, le sang qui décrivait jusqu'alors dans le cœur une courbe peu fermée, à concavité dorso-craniale, y décrit maintenant une courbe beaucoup plus fermée, presque angulaire, dont le sommet est à la pointe du ventricule. La structure du cœur doit être étudiée à part dans chaque classe.

Amphibiens. — Le cœur de ces animaux est disposé de telle manière que la division des sangs artériel et veineux tend à s'y effectuer bien qu'elle ne soit jamais parfaite. Il faut examiner d'abord le cœur des Amphibiens Anoures dont la structure a été le mieux étudiée. Le sinus veineux ne présente plus une individualité aussi marquée que chez les Poissons, car il n'offre plus de rétrécissement préauriculaire et se confond déjà sur une faible étendue avec les oreillettes qu'il contribue ainsi à former en partie; il amène avec lui une veine pulmonaire qui se place sur son côté gauche et vient déboucher dans la portion gauche de l'oreillette. Un septum se forme dans cette dernière entre la veine pulmonaire et le sinus veineux, et détermine ainsi une division de l'oreillette en deux moitiés incomplètement séparées cependant, car elles peuvent communiquer entre elles au niveau de l'ostium atrio-ventriculaire dans lequel le

septum ne se prolonge pas. D'ailleurs cette communication n'a pas d'importance physiologique, car le septum s'étend assez bas pour que les sangs soient bien séparés dans le domaine des oreillettes. L'ostium atrio-ventriculaire est unique, le ventricule est aussi complètement indivis, mais ses parois sont extrêmement spongieuses, de telle sorte que le mélange des sangs ne s'effectue pas aisément dans son intérieur et que les deux courants sanguins restent localisés chacun dans la portion correspondant à l'oreillette dont il est sorti. En effet, comme l'a fait remarquer A. SABATIER, la structure spongieuse amènerait fatalement un mélange des deux sangs si le cœur se contractait toujours sur la même masse, mais lorsque le sang est renouvelé à chaque contraction, elle s'oppose à ce mélange qui ne s'effectue guère que dans la tranche où les deux sangs sont en contact. Le bulbe artériel est imparfaitement cloisonné par un *repli spiral* qui, naissant sur une de ses parois, se porte vers la paroi opposée sans toutefois s'attacher à cette dernière. Il se forme ainsi dans le bulbe deux rampes disposées l'une à droite et l'autre à gauche. La rampe droite ou aortique forme la continuation naturelle de la cavité ventriculaire, elle conduit distalement dans la division aortique du tronc artériel; la gauche ou pulmonaire aboutit dans la division pulmonaire du tronc artériel. Elle se termine caudalement par un cul-de-sac étroit sans communication avec le ventricule, de sorte que si le bord libre du repli spiral se soudait à la paroi bulbaire qui lui correspond, la rampe pulmonaire ne pourrait recevoir du sang du ventricule. Il existe des valvules à l'embouchure ventriculaire du bulbe et à son extrémité opposée. Le tronc artériel est divisé par un septum horizontal en deux chambres, dont la ventrale ou aortique conduit dans les arcs aortiques antérieurs, et dont la dorsale ou pulmonaire mène exclusivement dans le sixième arc (pulmonaire).

D'après SABATIER, le mécanisme de la circulation dans le cœur est le suivant chez les Anoures. Avant le commencement de la systole ventriculaire le bulbe est au repos, ses parois sont relâchées et les deux rampes sont séparées l'une de l'autre parce que le bord libre du repli spiral s'applique contre la paroi bulbaire revenue sur elle-même. Au commencement de la systole le sang passe dans la rampe droite et il rencontre les valvules distales du bulbe abaissées par la pression aortique. Mais les parois bulbaires se dilatent et le sang passe aisément par-dessus le bord du repli spiral dans la rampe gauche et dans les artères pulmonaires où la pression est faible. La contraction des fibres bulbaires commence à ce moment. Elle applique à nouveau la paroi contre le bord du repli spiral, ferme la rampe pulmonaire et le sang passe alors tout entier dans la rampe aortique.

Au commencement de la systole le tiers gauche du cœur est rempli de sang rouge, le tiers droit et la région moyenne sont gorgés de sang noir. L'embouchure du bulbe répond à la portion du ventricule qui renferme le sang veineux et les aréoles du ventricule sont de plus admirablement disposées dans cette région pour envoyer directement et rapidement vers le bulbe le sang qui les remplit. Aussi dès le commencement de la systole le sang noir remplit d'abord la rampe droite, puis la pulmonaire par suite de la distension des parois du bulbe; il passe donc dans les artères pulmonaires et d'autant plus facilement que la pression est plus faible dans ces dernières au commencement de la systole ventriculaire. Lorsque la rampe pulmonaire est à nouveau fermée par la contraction des parois du bulbe, du sang veineux mélangé d'un peu de sang artériel s'engage dans la rampe droite, qui à la fin de la systole ventriculaire ne reçoit plus que du sang artériel pur venu de la partie gauche

du ventricule. Ce sang pénètre d'abord dans les vaisseaux où la pression est la moins forte (crosses aortiques); à la fin de la systole, alors que la tension du ventricule est la plus grande, il s'engage surtout dans le système carotidien où la pression est plus élevée, et qui reçoit par suite du sang rouge pur. Les artères pulmonaires reçoivent donc du sang noir pur, les arcs aortiques antérieurs du sang mêlé au commencement de la systole, du sang rouge pur à la fin et ce dernier s'engage surtout dans les carotides qui renferment toujours un sang plus clair que les autres artères.

Chez certains Urodèles la structure du cœur et son fonctionnement se rapprochent beaucoup de ce qui vient d'être dit pour les Anoures (Salamandre), bien que le septum qui divise le tronc artériel n'arrive pas jusqu'au bulbe et laisse indivise une partie dans laquelle le mélange des sangs peut s'effectuer. Mais chez d'autres Urodèles le cœur subit des régressions considérables; il n'y a plus de cloison interauriculaire et la cloison du bulbe est tout à fait rudimentaire, de sorte que le cœur est formé d'une série unique de cavités. Certains Urodèles manquent de poumons, leur cœur renferme cependant du sang mixte, parce que la respiration cutanée très développée chez ces animaux supplée les poumons manquants.

Reptiles. — Le cœur des Reptiles est formé de deux oreillettes complètement séparées, d'un ventricule qui tend à se diviser en deux et y arrive chez les Crocodiles, d'un bulbe qui, présent chez l'embryon, se confond avec le ventricule chez l'animal achevé, enfin d'un tronc artériel qui est divisé en trois tubes secondaires.

Le sinus veineux existe toujours, il a la forme d'un fer à cheval et reçoit cranialement les deux canaux de Cuvier, dorsalement la veine cave inférieure. Les oreillettes sont complètement séparées l'une de l'autre par une cloison (*septum intermedium*) qui s'étend jusque sur l'ostium atrio-ventriculaire, divisant le canal auriculaire en deux moitiés. La cloison auriculaire peut présenter des perforations étroites, plus ou moins nombreuses chez quelques Reptiles (Serpents).

Le ventricule est unique, il présente cependant une ébauche de cloison formée par une bande musculaire qui s'élève dans sa lumière, depuis sa pointe jusque vers le plan des orifices veineux et artériels sans toutefois y atteindre. Cette cloison est particulièrement développée chez les Varans. Enfin chez les Crocodiles il existe une cloison interventriculaire complète, mais il faut pour la comprendre connaître la division du tronc artériel.

Ce dernier offre en effet, chez les Reptiles, une disposition tout à fait particulière et qui les caractérise nettement. Au lieu d'être divisé comme chez les autres Vertébrés à respiration pulmonaire en deux tubes seulement, il est partagé en trois conduits qui s'enroulent en spirale et sont confondus sous une enveloppe extérieure commune. Cette subdivision du tronc artériel est produite par deux septa qui se forment successivement. L'un, *septum aortico pulmonaire*, s'étend depuis l'embouchure de la dernière paire d'arcs aortiques qu'il isole, jusqu'à la portion droite du ventricule et sépare du reste le tronc pulmonaire qui conduit le sang veineux dans les artères pulmonaires nées de la dernière paire aortique; l'autre, *septum aortique*, subdivise le tronc commun laissé après la formation du tronc pulmonaire en deux nouveaux conduits. Ces deux conduits se croisent à leur arrivée dans le ventricule; tous deux s'ouvrent dans la moitié droite du ventricule, mais l'un d'eux débouche à gauche

plus près de la moitié gauche du ventricule, c'est la *crosse aortique droite* formée par la moitié correspondante de la IV^e paire d'arcs aortiques. L'autre situé plus à droite, immédiatement en arrière de l'orifice pulmonaire, constitue la *crosse aortique gauche* formée par l'autre moitié de cette même paire. Le ventricule unique est subdivisé en loges incomplètes, une loge pulmonaire et une loge aortique. La loge pulmonaire est située à droite, du côté ventral; elle se continue en infundibulum dans le tronc pulmonaire. La loge aortique est aussi placée dans la partie droite du ventricule unique, dorsalement à la loge pulmonaire, mais les deux orifices aortiques qu'elle présente sont situés l'un à droite (celui de l'aorte gauche), l'autre à gauche (celui de l'aorte droite). Ils sont séparés l'un de l'autre par une échancrure profonde, la *fente interaortique* (SABA-

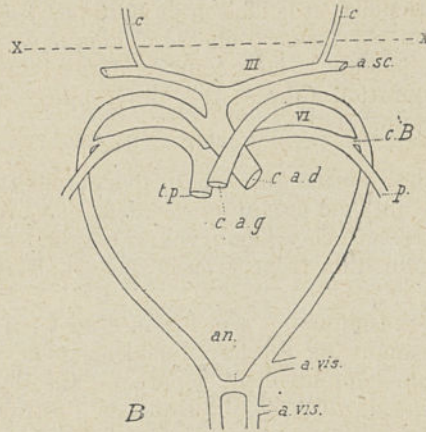


FIG. 241. — Schéma montrant la division du tronc artériel et les deux cosses aortiques d'un Reptile (Thalassochelys).

La figure étant vue par la face ventrale, le tronc pulmonaire devrait être situé en avant des cosses aortiques, mais on l'a rejeté en arrière pour laisser voir le croisement de ces dernières.

III, IV, VI. Troisième, quatrième et sixième arcs aortiques.

an., anastomose abdominale entre les deux cosses; — a. sc., artère sous-clavière; — a. vis., artères viscérales; — c., carotide; — c. a. d., crosse aortique droite; — c. a. g., crosse aortique gauche; — c. B., canal de Botal; — p., artère pulmonaire; — t. p., tronc pulmonaire; — X, X, ligne indiquant la limite entre le cou et le tronc.

TIER), qui fait communiquer entre elles les deux aortes au voisinage de leur origine.

Voici d'après SABATIER comment s'effectue la circulation cardiaque. Au début la plus grande partie du sang noir s'engouffre dans l'artère pulmonaire; il pénètre dans les deux aortes du sang mixte, moins artérialisé cependant dans la gauche que dans la droite, à cause de la position même des orifices de ces deux cosses, puis la loge pulmonaire se clôt, le vestibule et l'orifice de l'aorte gauche s'aplatissent et se ferment. Pendant ce temps ce dernier vaisseau ne reçoit que le sang rouge qui lui est fourni par l'aorte droite grâce à la fente interaortique, et l'aorte droite reçoit le sang rouge qui lui est transmis par la partie gauche du ventricule.

D'autre part, lors du développement, le septum aortique s'est prolongé cranialement un peu à gauche de la ligne médiane, de telle manière qu'il a déter-

ché de la crosse aortique gauche les origines des arcs antérieurs du côté gauche, pour les reporter sur la crosse droite sur laquelle ils s'implantent dès lors. Il résulte de cette disposition — sans parler pour le moment des autres modifications qui se produisent dans les arcs antérieurs et qui ne changent rien d'ailleurs à cet arrangement fondamental — que le sang qui passe dans chacune des crosses aortiques n'a pas absolument la même composition. Le sang venu de la partie gauche du ventricule et qui se compose principalement de sang artériel mélangé d'une faible quantité de sang veineux arrivé jusqu'à lui par le défaut de la cloison ventriculaire, passe dans la crosse aortique droite et irrigue toute la partie antérieure du corps qui reçoit ainsi un sang assez oxygéné. Quant au sang contenu dans la partie droite du ventricule, il passe d'abord dans l'artère pulmonaire où la pression est faible au début de la systole, puis dans la crosse gauche qui reçoit aussi du sang artériel par l'intermédiaire de la fente interaortique. La crosse gauche ne fournit à la tête aucun vaisseau; elle se réunit dans la région dorsale du tronc à la crosse droite pour former l'aorte abdominale. Cette réunion se fait par convergence des deux crosses aortiques (Sauriens) ou par l'intermédiaire d'une courte anastomose transversale (Chéloniens, Crocodiliens); dans ce cas, les artères du système digestif naissent de la crosse gauche.

La présence de deux troncs aortiques distincts à côté du tronc pulmonaire est caractéristique des Reptiles. Elle a pour effet de conduire à la tête du sang oxygéné, par l'intermédiaire de la crosse droite, tandis que la crosse gauche joue un rôle très particulier, bien mis en lumière par SABATIER. Rappelant que dans l'asphyxie ou dans l'arrêt de la respiration le ventricule droit se charge d'une grande quantité de sang qui le distend et qui dilate aussi l'oreillette droite et les veines voisines du cœur, SABATIER a fait remarquer que, chez des animaux dont le genre de vie entraîne souvent des arrêts prolongés de la respiration, il peut être utile d'établir, entre la portion droite du ventricule unique (Reptiles à ventricules communicants) ou le ventricule droit (Crocodiles) et le système artériel, une voie de décharge qui permette d'évacuer le trop plein du sang noir sans surcharger toutefois d'un sang trop mêlé la partie céphalique du système artériel qui irrigue les organes les plus délicats, comme le cerveau. Cette disposition est réalisée par la crosse aortique gauche des Reptiles, qui permet d'évacuer dans les artères viscérales une partie du sang veineux. Mais de plus, lorsque l'asphyxie se prolonge, une certaine quantité de sang noir en excès dans la partie droite du cœur passe dans la crosse droite par la fente interaortique et arrive dans le cerveau où elle produit une impression qui pousse l'animal à se soustraire à l'asphyxie dont il souffre.

Chez les Crocodiles la cloison interventriculaire est complète. Partant de la cloison qui divise l'ostium atrio-ventriculaire, elle se prolonge jusque sur la partie proximale du septum aortique à laquelle elle se soude. Elle détermine donc dans le ventricule deux chambres, l'une droite dans laquelle s'ouvrent l'artère pulmonaire et la crosse aortique gauche, l'autre gauche dans laquelle s'ouvre la seule crosse droite. La séparation des sangs qui est imparfaitement obtenue à l'origine des crosses aortiques chez les autres Reptiles est ici absolument complète, et la partie du corps irriguée par la crosse droite reçoit du sang artériel pur. Toutefois, il existe encore à l'origine des deux crosses aortiques et au-dessus des valvules sigmoïdes qui garnissent leur embouchure dans le cœur un petit orifice, le *pertuis de Panizza*, percé à travers leur cloison commune et qui les fait communiquer entre elles. Le pertuis de Panizza est oblitéré pendant

la systole ventriculaire par le relèvement des valvules sigmoïdes; il n'est perméable que lorsque ces dernières se sont abaissées, et il peut servir alors à établir une identité de pression dans les deux crosses en livrant passage au sang dans la direction où la pression de ce dernier est la plus faible. Pendant la vie aérienne il laisse pénétrer dans la crosse gauche une certaine quantité de sang rouge, la pression du sang étant plus faible dans la crosse gauche qui ne contient qu'une partie du sang du ventricule droit, la plus grande partie ayant été emportée dans le tronc pulmonaire. Mais lorsque l'asphyxie commence à se produire, pendant les plongées par exemple, la tension du sang augmente dans l'aorte gauche par réplétion du ventricule droit et le pertuis de Panizza livre passage à une certaine partie du sang veineux qui, se rendant aux artères céphaliques, cause à l'animal une sensation de malaise qui le détermine à revenir à la surface (SABATIER).

Oiseaux. — Le cœur des Oiseaux est composé de deux oreillettes et de deux ventricules parfaitement séparés. Le bulbe n'existe que chez l'embryon, il est

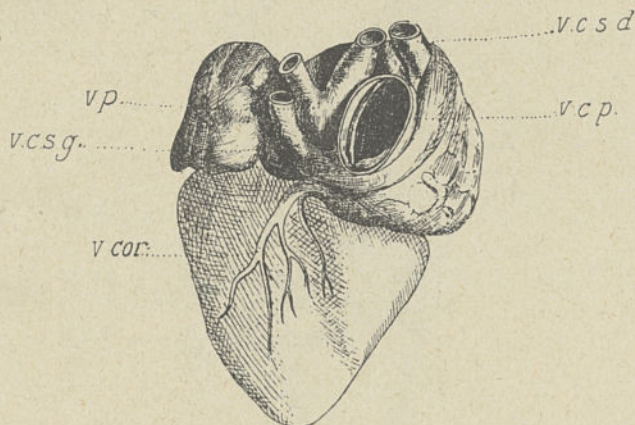


FIG. 242. — Cœur de Dinde, vu par sa face dorsale, d'après A. SABATIER.

v. cor., veine coronaire; — *v. c. p.*, veine cave postérieure; — *v. c. s. d.* et *v. c. s. g.*, veines cardinales supérieures droite et gauche; — *v. p.*, veine pulmonaire.

incorporé peu à peu dans la partie ventriculaire et disparaît de bonne heure. Le tronc artériel n'est divisé qu'en deux conduits.

Le sinus veineux persiste en partie, et il garde intactes les valvules qui garnissent son embouchure placée dans l'oreillette droite. Les deux oreillettes sont complètement séparées l'une de l'autre par une cloison s'étendant jusque sur le septum intermedium. Cette cloison auriculaire ne répond pas morphologiquement à celle des Mammifères, mais bien à une première cloison auriculaire qui se forme chez ces derniers (*septum primum*) et qui disparaît pour laisser place au trou ovale, tandis que la cloison auriculaire définitive se forme plus tard.

Le ventricule des Oiseaux est subdivisé par une cloison complète en deux moitiés droite et gauche se continuant chacune avec l'oreillette correspondante.

Le tronc artériel qui débouche directement dans le ventricule après la dis-

parition du bulbe est subdivisé par un septum aortico-pulmonaire en deux troncs, enroulés en spirale sur eux-mêmes et dont l'un conduit du ventricule droit dans la dernière paire d'arcs aortiques, c'est l'artère pulmonaire, tandis que l'autre mène du ventricule gauche aux arcs aortiques antérieurs, c'est l'aorte. Cette dernière se continue cranialement avec la crosse droite de la IV^e paire qui porte les origines des arcs antérieurs, la moitié gauche de la IV^e paire s'étant atrophiée.

On observe chez l'embryon un rudiment de crosse aortique gauche (GREIL), mais il ne persiste pas et le ventricule droit est tout entier réservé à l'origine de l'artère pulmonaire qui reçoit donc seule tout le sang veineux admis dans ce ventricule. Ici la séparation des deux sangs est donc toujours absolument complète.

Mammifères. — Chez ces derniers le cœur est également divisé en quatre chambres absolument distinctes les unes des autres. La concentration du cœur,

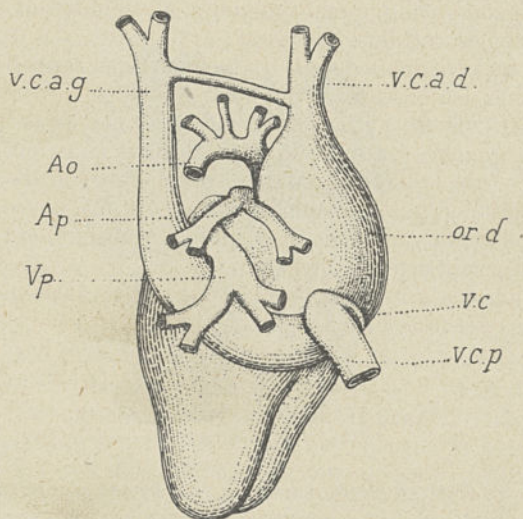


FIG. 243. — Cœur d'*Ornithorhynchus* vu par sa face dorsale, d'après C. RÖSE.

Ao, aorte; — A. p., artère pulmonaire; — or. d., oreillette droite; — v. c., veine coronaire; — v. c. a. d., veine cave antérieure droite; — v. c. a. g., veine cave antérieure gauche; — v. c. p., veine cave postérieure; — v. p., veine pulmonaire.

qui a déjà fait disparaître le bulbe chez les Sauropsidés est ici portée à son maximum. En effet, en plus du bulbe, le sinus veineux a complètement disparu, absorbé dans la paroi dorsale des deux oreillettes et particulièrement de la droite. Les oreillettes d'un Mammifère adulte résultent donc de la réunion de parties primitivement distinctes, c'est-à-dire de l'oreillette primitive des Poissons et des Urodèles, à laquelle est venu s'ajouter entièrement le sinus veineux. Les troncs veineux qui débouchaient dans le sinus s'ouvrent maintenant directement dans l'oreillette. De même le tronc commun des veines pulmonaires a été absorbé par l'oreillette gauche sur laquelle les deux paires droite et gauche de veines pulmonaires s'ouvrent isolément. Chez l'embryon une première cloison auriculaire

s'est formée, partant de la face antérieure de l'oreillette et de la cloison du canal auriculaire, c'est le septum primum de BORN. Ce septum se perfora bientôt d'un large orifice (*trou de Botal*) qui fait communiquer largement les deux oreillettes. Cette disposition est particulière aux Mammifères placentaires, elle s'explique par la nécessité de conduire directement au ventricule gauche le sang qui a respiré dans le placenta et qui a été amené à l'oreillette droite par la veine ombilicale. La circulation pulmonaire étant tout à fait insignifiante pendant la longue période fœtale où l'air ne peut arriver au poumon, la plus grande partie du sang veineux passe directement par le trou de Botal dans l'oreillette et le ventricule gauches. Chez les Mammifères ovipares qui naissent à un état beaucoup moins avancé et chez lesquels par conséquent la respiration allantoïdienne se continue moins longtemps et s'exerce sur une masse de sang moins considérable, une semblable disposition n'est pas nécessaire et la cloison auriculaire primitive est simplement percée de petits trous qui s'oblitérent plus tard par simple prolifération de l'endocarde. Des trous semblables, plus ou moins développés, existent dans la cloison auriculaire des Amphibiens, des Reptiles et des Oiseaux pendant la vie embryonnaire, et s'oblitérent de même après la naissance, sauf chez certains Urodèles.

La division du ventricule et celle du tronc artériel rappellent absolument ce qui se passe chez les Oiseaux. Toutefois, l'aorte se prolonge par la moitié gauche du quatrième arc au lieu de la moitié droite, et la crosse aortique est ainsi tournée à gauche. On a quelquefois désigné sous le nom de pertuis de Panizza l'orifice qui fait communiquer chez l'embryon les deux ventricules, alors que la cloison interventriculaire est encore inachevée. Ce qui a été dit plus haut de ce pertuis montre bien qu'il n'a absolument rien de commun avec l'orifice interventriculaire de l'embryon.

La disposition des gros vaisseaux artériels, dont la connaissance complète celle du cœur, sera étudiée avec le système artériel.

ART. II. — SYSTÈME ARTÉRIEL.

Le système artériel comprend les *arcs aortiques* et l'*aorte* qui sont à l'origine de ce système, puis les *artères segmentaires* qui donnent les principales artères du corps, enfin les *artères viscérales* (intestinales et uro-génitales).

1. — Arcs aortiques et artères céphaliques.

Les arcs aortiques répondent chacun à un arc branchial. Il y en a autant que d'arcs branchiaux y compris les arcs mandibulaire et hyoïdien. Il en existe donc six chez les Sélaciens pentanches, et le même nombre se rencontre chez tous les Vertébrés à l'état embryonnaire. Les deux premiers appartenant à l'arc mandibulaire et à l'arc hyoïdien disparaissent de bonne heure, au moins en partie. Les autres, du troisième au sixième, persistent tous chez les Dipneustes, les Téléostéens et quelques Amphibiens. Mais chez d'autres Amphibiens le cinquième disparaît à la fin de la vie larvaire, et il en est de même chez les Amniotes pendant la vie embryonnaire. La troisième paire d'arcs devient, à partir des Amphibiens jusqu'aux Mammifères inclus, l'origine des carotides;

la quatrième forme les crosses aortiques droite et gauche des Amphibiens et des Reptiles ou la crosse unique des Oiseaux et des Mammifères; la cinquième s'atrophie toujours chez les Amniotes, et la sixième fournit chez tous les pulmonés les artères pulmonaires.

Nous adopterons ici la nomenclature de Boas, et nous numérotions les arcs de 1 à 6 en conservant toujours cette numérotation, même chez l'adulte où les arcs antérieurs peuvent avoir disparu. Elle a en effet l'avantage de rapporter chaque arc aortique à l'arc branchial correspondant et elle évite d'employer des chiffres différents pour désigner un arc branchial et son arc aortique comme cela arrive lorsqu'on envisage uniquement l'adulte. On sait d'ailleurs que chez les Amniotes les arcs aortiques forment la partie la plus persistante des arcs branchiaux et que les autres parties qui entrent dans la constitution de ces derniers peuvent disparaître avant l'arc aortique de chacun d'eux.

A côté des dispositions générales qui viennent d'être indiquées, les différentes paires d'arcs subissent dans chaque groupe des modifications secondaires qui doivent être examinées à part. Mais on peut avant tout, comme on l'a fait pour le cœur, envisager deux cas différents, suivant que l'on a affaire à des animaux respirant uniquement par des branchies ou bien à des animaux pulmonés, même s'ils sont pourvus de branchies dans leur jeune âge. Chez les premiers le système des arcs aortiques offre une organisation qui diffère beaucoup de celle qu'il présente chez les seconds.

(A) Animaux à branchies.

On peut prendre comme type les Sélaciens dont le système vasculaire a été admirablement étudié dans son développement par DOHRN.

Sélaciens. — Chez ces animaux les six arcs aortiques répondent à chacun des arcs branchiaux, et chacun d'eux est placé cranialement par rapport à la fente branchiale qui suit son arc. Le premier, contenu dans l'arc mandibulaire, s'applique contre l'évent; le second, affecté à l'arc hyoïdien, précède la première poche vraie, et ainsi de suite jusqu'au sixième qui est placé en avant de la dernière poche. Chacun de ces vaisseaux parcourt toute la longueur de l'arc branchial correspondant et, arrivé du côté dorsal, se recourbe en arrière pour s'unir à l'arc suivant. Le vaisseau longitudinal formé de chaque côté par l'anastomose des arcs aortiques constitue la racine de l'aorte. DOHRN a montré que dans chaque arc branchial, il se forme cranialement et caudalement au vaisseau primitif une veine, la *veine branchiale* qui court parallèlement à lui, de sorte qu'il y a trois vaisseaux, un médian et plus interne, représenté par l'arc aortique primitif et deux latéraux, plus externes, formés par les veines nouvellement apparues constituant les veines branchiales antérieure et postérieure. Ces deux veines s'unissent par une anastomose transversale placée sur le milieu de l'arc qui les fait communiquer largement entre elles. Au début, elles se jettent dans la portion dorsale de l'arc aortique correspondant, mais bientôt au fur et à mesure que des communications s'établissent entre l'artère et les veines par les capillaires respiratoires formés dans les feuillets branchiaux, l'union des veines et de l'artère au sommet de chaque arc se délie et l'artère se termine dans la portion dorsale de l'arc en s'effilant graduellement (fig. 244). Elle ne communique plus dès lors avec les veines branchiales que par l'intermédiaire des

capillaires développés dans les lamelles. L'arc aortique s'est donc transformé en une artère branchiale et en deux veines branchiales qui ne communiquent plus avec elle que par des capillaires. Les veines branchiales ont la structure d'artères et charrient du sang artériel, aussi MILNE-EDWARDS les appelle-t-il *artères épibranchiales*.

Pendant que se formaient les veines branchiales, d'autres modifications se sont produites en raison du développement différent des premiers arcs, et les parties ont pris la disposition indiquée par la figure 244. Le premier arc a disparu dans sa portion ventrale et dans une partie de sa portion dorsale, il n'est plus représenté que par un court segment accolé à l'évent. Le deuxième

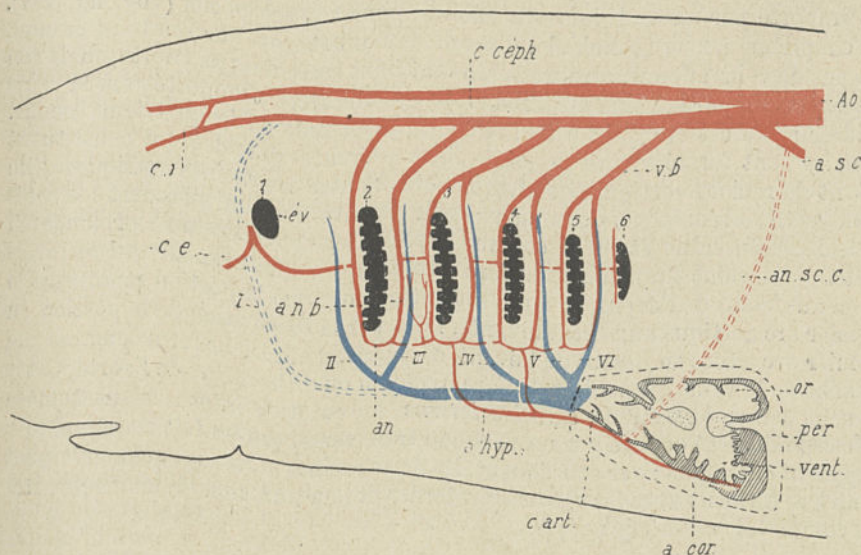


FIG. 244. — Les dérivés des arcs aortiques chez les Sélaciens (schématique).

a. cor., artère coronaire; — a. hyp., artère hypobranchiale; — an., anastomose entre les extrémités ventrales des veines branchiales; — a. n. b., artère nourricière de l'arc branchial; — Ao., aorte; — an. sc. c., anastomose entre l'artère sous-clavière et l'artère coronaire; — a. sc., artère sous-clavière; — c. art., cône artériel; — c. céph., cercle céphalique; — c. e., carotide externe; — c. i., carotide interne; — év., évent; — or., oreillette; — pér., péricarde; — v. b., veine branchiale; — vent., ventricule.

1 à 6, fentes branchiales. — I à VI, arcs aortiques.

est conservé, il irrigue l'arc hyoïdien et notamment les feuillets branchiaux que porte la face caudale de ce dernier. Son sang est emporté par deux branches : 1^o la veine branchiale postérieure de l'arc hyoïdien; 2^o l'anastomose transverse qui représente seule son autre partie veineuse et vient se jeter dans le vaisseau spiraculaire formé par la portion conservée du premier arc. La disparition d'une partie du premier arc s'explique par l'absence de feuillets respiratoires sur l'arc mandibulaire; à cause d'elle en effet, cette artère n'aurait pu porter dans le territoire qui lui correspond que du sang veineux. Il est donc naturel que la partie de son trajet rattachée à l'aorte ventrale et contenant du sang veineux ait disparu. Au contraire, grâce à la présence de l'anastomose veineuse de l'arc hyoïdien qui lui apporte du sang artérialisé et con-

tribue à former l'artère connue sous le nom de *spiraculaire*, la portion dorsale de ce premier arc a pu se conserver en partie, mais elle sert maintenant au passage du sang artériel et donne origine à une artère de la face, la *carotide externe*. Les autres arcs sont présents jusqu'au sixième inclus. Les veines branchiales répondant à chacun de ces arcs offrent des dispositions un peu différentes. La veine postérieure de l'arc hyoïdien, qui existe seule dans cet arc, se jette directement dans la racine de l'aorte qui est placée à son niveau. Il en est de même de la veine antérieure du premier arc branchial vrai (3^e arc viscéral). Mais la veine postérieure de cet arc s'anastomose dorsalement avec l'antérieure de l'arc suivant et il en est de même pour celles du quatrième et du cinquième arcs, de telle manière que le sang des deuxième, troisième et quatrième poches branchiales est emporté par un seul vaisseau efférent pour chaque poche (voy. fig. 244). La cinquième poche branchiale, n'ayant de feuillets que sur son bord cranial, n'a pas de veine efférente propre se rendant dans les racines de l'aorte, mais son sang, recueilli par la veine postérieure du sixième arc, est emporté dans la veine antérieure de cet arc qui forme l'efférente principale de la quatrième poche. Ainsi se sont formées cinq grosses veines efférentes dorsales qui constituent autant de racines aortiques de chaque côté. Toutes ces racines aortiques d'un même côté se réunissent dans un vaisseau longitudinal qui parcourt les côtés de la base du crâne et de la colonne vertébrale. Ce vaisseau se prolonge en avant de la veine branchiale de l'arc hyoïdien par une branche qui se dirige jusqu'au-dessus de l'évent, et qui n'est autre chose que la portion réunissant le premier arc aortique aux arcs suivants, mais par la disparition de la portion du premier arc située en dessus de l'évent, ce vaisseau antérieur forme comme une branche de la veine branchiale de l'arc hyoïdien ou de la racine de l'aorte. Cette branche a reçu le nom de *carotide interne*. La carotide interne s'anastomose avec celle du côté opposé par un vaisseau transversal qui les fait communiquer largement entre elles; par conséquent, les deux racines aortiques qui convergent en arrière forment avec les carotides internes et leur anastomose un cercle artériel complet, le *cercle céphalique*.

Téléostéens, Ganoïdes. — Cette description des arcs aortiques peut servir aussi pour les Téléostéens et les Ganoïdes. Les plus grandes différences que l'on trouve consistent en ce qu'il n'y a qu'une seule veine dans chaque arc; 2^o en ce que chez les Téléostéens, par suite de l'absence de lamelles respiratoires sur l'arc hyoïdien, le deuxième arc aortique s'atrophie aussi complètement dans sa partie ventrale que l'a fait le premier chez les Sélaciens.

Chez les Téléostéens les deux premiers arcs aortiques se comportent de la manière suivante. Ils se réunissent tous deux dorsalement au-dessus de la pseudo-branchie qui représente les lamelles appartenant à l'évent lequel disparaît de très bonne heure chez ces animaux. A un moment donné la portion ventrale de ces arcs reliée à l'artère branchiale s'en sépare par une coupure qui se fait entre le deuxième et le troisième arc. Dès lors les deux arcs antérieurs ne reçoivent plus le sang veineux de l'artère branchiale, mais bien le sang artériel du cercle céphalique, qui arrive jusqu'à eux par leur portion dorsale conservée et restée en continuité avec les autres racines aortiques. La direction du sang dans ces deux arcs est donc devenue inverse de ce qu'elle était primitivement et va du dos au ventre. Les extrémités ventrales de ces deux arcs forment en effet maintenant les artères mandibulaire et hyoïdienne qui apportent le sang artériel aux arcs correspondants.

La caractéristique de la disposition du système des arcs aortiques chez les Poissons réside donc en ce que les deux premiers arcs se trouvant affectés à des régions qui ne servent plus à la respiration perdent leurs relations avec l'artère branchiale dont ils se séparent tout à fait. D'autre part, toutes les veines branchiales nées des différents arcs se continuent les unes dans les autres d'un même côté et forment ainsi un vaisseau longitudinal, la racine de l'aorte, qui s'étend sur toute la longueur de la région branchiale, car sa partie antérieure répondant aux deux premiers arcs et qui reçoit du sang artériel des veines branchiales suivantes peut, grâce à cela, être conservée, et elle est employée à fournir les artères céphaliques, carotide interne et carotide externe, dont la dernière utilise les restes ventraux persistants des deux premiers arcs.

La présence des lamelles branchiales fait que le sang ne passe pas directement du cœur dans les artères chargées de le distribuer au corps, mais traverse préalablement un réseau capillaire, celui des lamelles respiratoires. Aussi la pression du sang dans l'aorte est assez faible et ne dépasse guère quelques millimètres de mercure (huit centimètres d'eau chez la Torpille, SCHÖNLEIN et WILHELM).

Les Dipneustes offrent une disposition de leurs arcs aortiques calquée sur celle des autres Poissons; l'arrangement et la grandeur des arcs sont les mêmes; les carotides naissent des veines branchiales et non du tronc ventral des arcs aortiques comme elles le feront chez les Pulmonés.

(B) Animaux pulmonés.

A partir des animaux pourvus de véritables poumons, la disposition du système des arcs aortiques subit des changements considérables qui l'éloignent beaucoup de celle réalisée chez les Poissons et lui impriment un caractère général qui se conserve depuis les Amphibiens adultes jusque chez les Vertébrés supérieurs.

Amphibiens. — Les Amphibiens respirent par des branchies pendant leur vie larvaire. Ils présentent à ce moment une disposition de leurs arcs aortiques semblable à celle des Poissons; lors du passage à la vie aérienne, leurs arcs se disposent comme ceux des Amniotes. Ils forment donc la transition naturelle entre les Poissons et les Amniotes et leur appareil circulatoire présente successivement les caractères qu'il offre à l'état permanent dans ces deux groupes, avec des dispositions particulières cependant, comme on le verra plus loin. Les deux premiers arcs disparaissent plus ou moins complètement, et il n'en reste que quatre répondant aux troisième, quatrième, cinquième et sixième. Les trois premiers de ces arcs présentent sur leur trajet des arborisations respiratoires qui les divisent en deux parties, une ventrale répondant à l'artère branchiale, une dorsale répondant à la veine branchiale. Il existe chez certains d'entre eux (Urodèles) une anastomose directe faisant communiquer l'artère et la veine branchiale dans la longueur de l'arc correspondant, de sorte que les veines branchiales reçoivent du sang mêlé. Cette anastomose manque chez les Anoures. Les veines branchiales d'un même côté se réunissent en un vaisseau longitudinal qui forme l'une des racines de l'aorte et dont l'extrémité craniale se prolonge sous la forme de la carotide interne.

L'artère pulmonaire naît sur le sixième arc qui ne rencontre jamais de branchie sur son trajet.

Avec le passage à la respiration pulmonaire, toutes les arborisations branchiales des arcs disparaissent et l'artère et la veine de chaque arc se continuent directement l'une dans l'autre soit par l'accroissement de l'anastomose qui les unissait déjà (Urodèles), soit par la formation d'une anastomose semblable à celle-ci (Anoures). En même temps se produisent des modifications particulières pour chaque arc qui prend des caractères distincts et se comporte d'une manière spéciale. Déjà, bien antérieurement, les deux premiers arcs ont disparu dans leur partie ventrale qui les relie au tronc artériel. C'est là une dis-

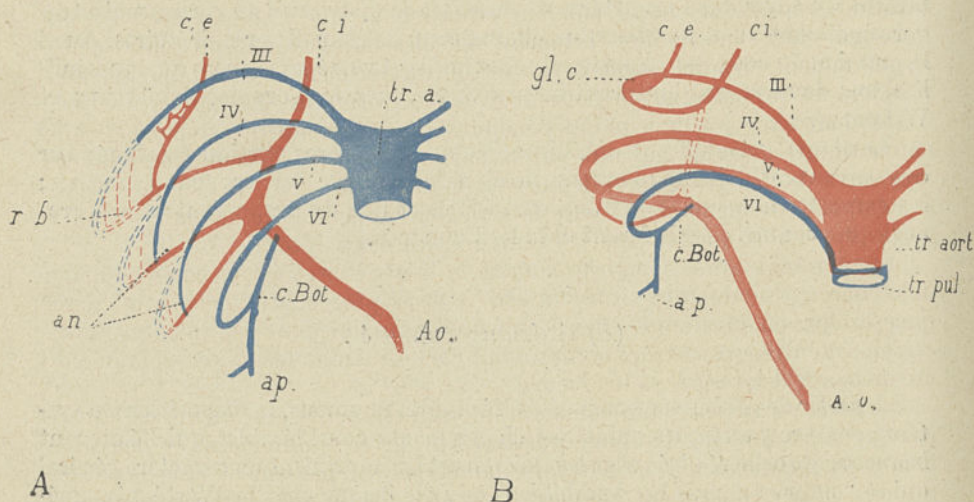


FIG. 245. — Transformation des arcs aortiques chez les Urodèles, en partie d'après Boas.

A. Les arcs chez la larve branchiée. — B. Les mêmes chez l'adulte. — Les deux figures sont vues par la face ventrale.

III à VI, Troisième à sixième arcs aortiques.

Ao. Aorte; — an., anastomose entre l'artère et la veine branchiales d'un même arc; — a. p., artère pulmonaire; — c. Bot., canal de Botal; — c. e., carotide externe; — c. i., carotide interne; — tr. a., tronc artériel; — tr. aort., tronc aortique; — tr. pul., tronc pulmonaire.

position identique à celle que l'on rencontre chez les Téléostéens et qui s'éloigne de celle des Amniotes. Elle se trouve nécessairement chez tous les animaux qui respirent par des branchies, ne fut-ce que pendant une très courte période. En effet, comme ces arcs ne portent jamais de branchies, le sang qu'ils reçoivent par l'artère branchiale pendant la respiration aquatique est veineux et ne pourrait servir à la nutrition de la tête qui tire au contraire son sang des racines dorsales de l'aorte, comme on l'a vu.

Le premier arc définitif (3^e arc) se sépare des autres dorsalement par l'atrophie de l'anastomose qui unissait sa veine branchiale aux suivantes fig. 245, B. Cet arc devenu ainsi libre porte les deux carotides, la carotide externe et la carotide interne. La carotide externe naît chez la larve de l'anas-

tomose entre l'artère et la veine branchiale du 3^e arc, laquelle reçoit du sang artérialisé dans le réseau branchial; elle peut naître aussi de ce réseau lui-même. Plus tard, lorsque les ramifications branchiales du troisième arc se seront atrophiées en même temps que les portions de vaisseaux (artère et veine) qui leur correspondent, la carotide externe naîtra du réseau sus-indiqué qui reçoit le sang de la partie ventrale du troisième arc et qui forme le labyrinthe capillaire de la glande carotidienne. La carotide interne de la larve est formée, comme chez les Poissons, par l'extrémité craniale de la racine de l'aorte, mais chez l'adulte son insertion se rapproche de la carotide externe par le raccourcissement de toute la partie dorsale de l'arc aortique primitif comprise entre le réseau branchial et la racine de l'aorte. Le 3^e arc ainsi isolé mérite le nom d'*arc carotidien* qu'il peut conserver désormais dans toute la série des Pulmonés. Il faut remarquer toutefois que chez les Amphibiens les carotides rappellent encore par leur situation ce que l'on observe chez les Poissons; elles sont en effet fortement dorsales car elles naissent toutes deux, et notamment l'interne, sur la partie dorsale du troisième arc aortique; on verra plus loin les rapports qu'elles offrent avec la carotide des Amniotes.

Le quatrième arc, devenu indépendant de l'arc carotidien, reste au contraire en continuité avec les suivants par sa partie dorsale qui forme avec celle des arcs suivants une des racines définitives de l'aorte fig. 245, B. Comme cet arc se comporte de même dans toute la série, on l'appelle l'arc aortique définitif ou la crosse aortique. Il persiste toujours des deux côtés.

Le cinquième arc se comporte comme le quatrième et forme comme lui une deuxième crosse aortique située en arrière de la précédente, mais cette crosse qui est déjà peu développée chez beaucoup d'Amphibiens et peut manquer chez certains d'entre eux s'atrophie tout à fait chez les Amniotes, dont le cinquième arc disparaît dans toute sa longueur.

Le sixième arc est réuni comme les deux précédents à la racine de l'aorte par sa partie dorsale. Il donne naissance à l'artère pulmonaire et mérite le nom d'*arc pulmonaire*. Il ne rencontre jamais sur son passage de lamelles respiratoires et par conséquent contient du sang veineux chez la larve comme il en renfermera plus tard chez l'adulte. La portion dorsale de cet arc répondant à une veine branchiale et qui le fait communiquer avec la racine de l'aorte s'appelle le *canal de Botal*.

Chez l'adulte, lorsque le système des arcs aortiques a pris la forme qui vient d'être indiquée, le sang se distribue dans ces arcs de la manière suivante : les trois arcs antérieurs reçoivent principalement du sang artériel qui est distribué par eux aux carotides et à la racine de l'aorte; le dernier arc reçoit du sang principalement veineux qui est distribué par lui à l'artère pulmonaire et à la racine de l'aorte par le canal de Botal.

Amniotes. — La disposition étudiée chez les Amphibiens nous permettra de saisir celle des Amniotes. Chez tous ces animaux, il n'y a que cinq arcs aortiques par suite de l'atrophie de l'un d'eux, le cinquième qui est très rudimentaire et disparaît de très bonne heure. Chez tous ces animaux aussi, aucun des arcs aortiques ne donne de capillaires servant à la respiration. Ils ne se subdivisent donc pas en artères et veines branchiales, mais restent toujours uniques et continus. Comme les arcs branchiaux auxquels ils répondent ne se développent jamais que très faiblement, ils offrent une longueur beaucoup moins considérable que chez les Poissons, et par suite leurs portions ventrale

et dorsale sont plus rapprochées l'une de l'autre. Les arcs antérieurs qui sont pris dans la formation du cou se développent naturellement beaucoup moins en longueur que les arcs postérieurs placés dans le tronc. La partie latérale des deux premiers arcs, qui répond à la partie moyenne des arcs mandibulaire et hyoïdien, disparaît de très bonne heure, tandis que leur partie ventrale qui fournira la carotide externe, et leur partie dorsale qui donnera la carotide interne persistent toujours. L'atrophie de leur partie moyenne entraîne leur disparition en tant qu'arcs distincts, et on n'observe plus chez l'embryon que trois arcs répondant au troisième, au quatrième et au sixième. Ces arcs sont reconnaissables assez longtemps encore avec leur forme primitive chez l'em-

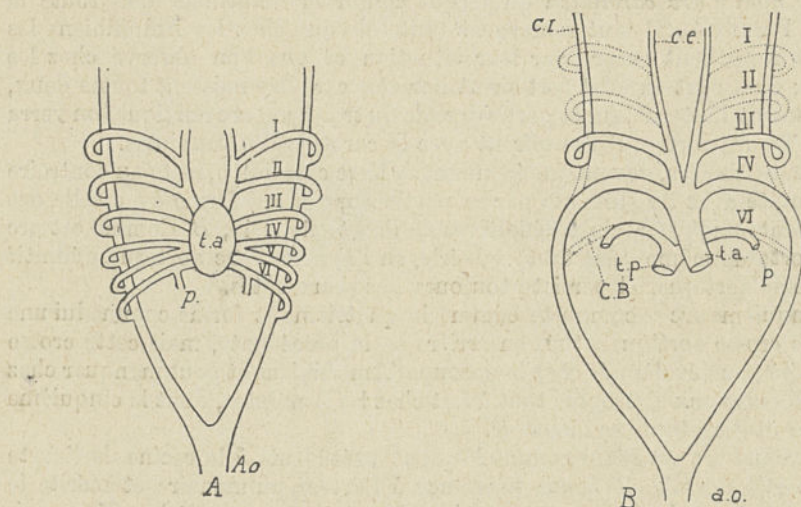


FIG. 246. — Dispositions initiales des arcs aortiques chez les Amniotes (schématique)

A, stade plus jeune, les six arcs sont présents. — B, stade ultérieur, séparation des principaux arcs, du tronc aortique et du tronc pulmonaire.

I à VI, premier à sixième arcs aortiques; — Ao, aorte; — C. B., canal de Botal; — c. e., carotide externe; — c. i., carotide interne; — p., artère pulmonaire; — t. a., tronc aortique; — t. p., tronc pulmonaire.

bryon (Poulet du deuxième au sixième jour). Les deux premiers arcs subissent donc chez les Amniotes comme chez les Ichthyopsidés une atrophie partielle, mais celle-ci est en quelque sorte inverse de celle observée chez ces animaux car c'est la partie ventrale des arcs qui persiste. Ils sont cependant toujours conservés dans le développement comme chez les Ichthyopsidés parce qu'ils se forment les premiers (le développement progressant d'avant en arrière), et qu'ils assurent seuls à un moment donné le passage du sang du cœur à l'aorte.

Les carotides sont rattachées au troisième arc dont la partie insérée sur le tronc artériel représente le tronc commun de chaque carotide, et dont la portion latérale forme la branche d'union entre la carotide externe et la carotide interne. Le troisième arc est donc ici, comme chez les Amphibiens, l'arc carotidien. Chez la plupart des Sauriens, les autres Reptiles et tous les autres Amniotes, cet arc

devient indépendant du quatrième dans sa portion dorsale, comme chez les Amphibiens et ne contribue plus à former les racines de l'aorte. De plus, chez les Chéloniens, les Crocodiles et les Oiseaux, l'arc carotidien du côté gauche est reporté tout entier sur la crosse droite de l'aorte comme on l'a vu à propos du cœur. Quant aux deux carotides, elles diffèrent de celles des Amphibiens en ce sens qu'elles naissent beaucoup plus ventralement par suite de l'atrophie de la partie latérale des arcs viscéraux. La carotide externe n'est pas

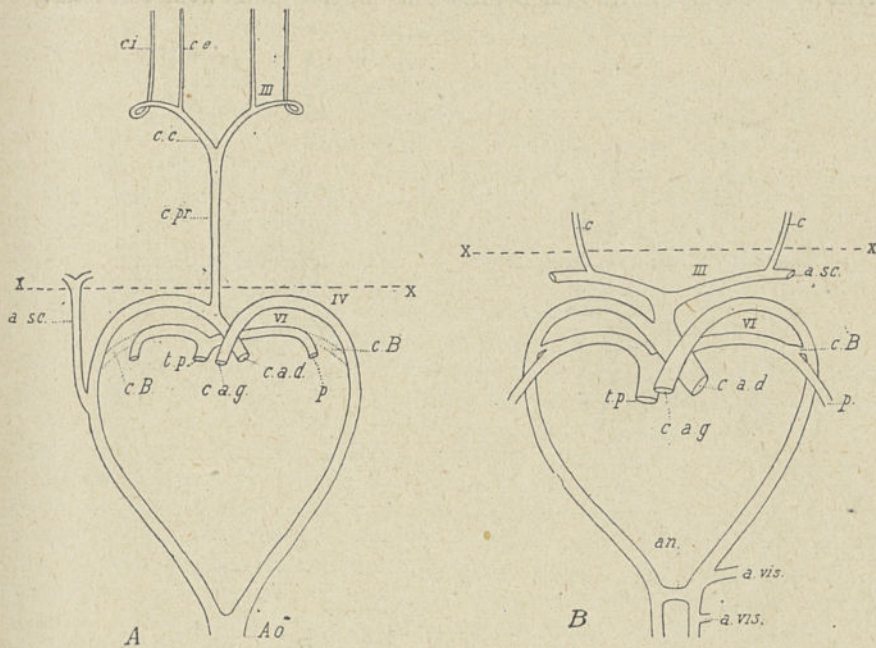


FIG. 247. — Les dérivés des arcs aortiques chez les Reptiles, vus par la face ventrale (schématique).

A. *Varan*, type avec arc carotidien situé à l'extrémité distale du cou. — B. *Thalassochelys*, type avec arc carotidien situé à la base du cou ou dans le tronc. Pour la position du tronc pulmonaire, voy. fig. 241.

III, arc carotidien (troisième arc aortique); — IV, crosse aortiques (quatrième arc); — VI, artères pulmonaires (sixième arc).

Ao., aorte; — an., anastomose abdominale entre les deux crosse aortiques; — a. sc., artère sous-clavière; — a. vis., artères viscérales; — c., carotide; — c. a. d., crosse aortique droite; — c. a. g., crosse aortique gauche; — c. B., canal de Botal; — c. c., carotide commune; — ce et ci, carotides externe et interne; — c. pr., carotide primitive; — p., artère pulmonaire; — t. p., tronc pulmonaire; — X, X, ligne indiquant la limite entre le cou et le tronc.

parfaitement homologue à celle des Amphibiens ni à celle des Poissons, car elle est formée par la partie ventrale des deux premiers arcs qui disparaît entièrement chez les Poissons.

Les Lézards et d'autres Sauriens offrent une forme très primitive qui conserve beaucoup chez l'adulte de la disposition embryonnaire : l'arc carotidien ne se libère pas du suivant du côté dorsal et contribue à former avec lui les racines de l'aorte, de telle sorte qu'il y a deux crosse aortiques consécutives de chaque côté (3^e et 4^e arc).

Le quatrième arc forme toujours chez les Reptiles deux crosses aortiques, une droite et une gauche qui s'entrecroisent à leur extrémité ventriculaire. On a vu que la droite s'annexe les arcs carotidiens droit et gauche, tandis que la gauche reste simple et ne fournit par suite aucune des branches céphaliques.

Le sixième arc fournit les artères pulmonaires et deux conduits de Botal droit et gauche s'ouvrant dans la racine aortique correspondante et qui s'oblitérent peu de temps après la naissance dans un très grand nombre de cas.

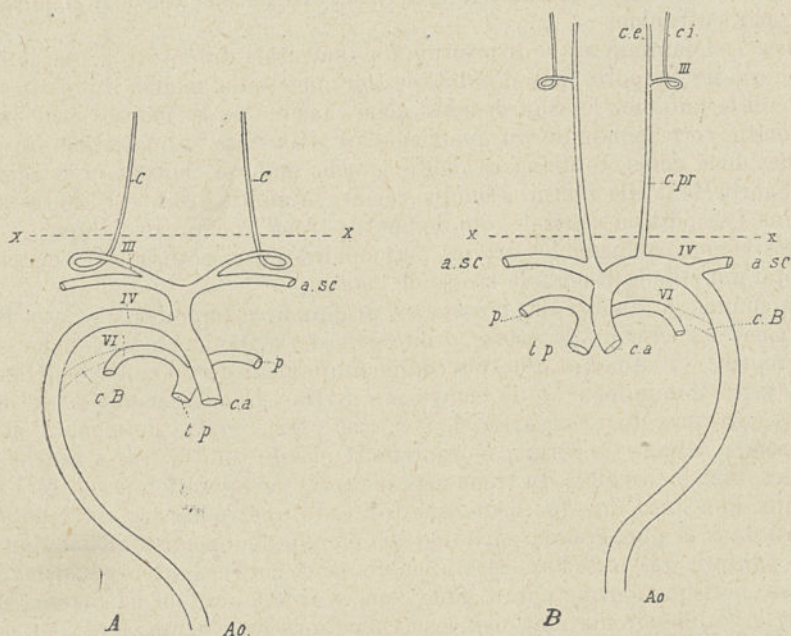


FIG. 248. — Les dérivés des arcs aortiques chez les Oiseaux et les Mammifères, vus par la face ventrale (schématique).

A, Oiseau; — B, Mammifère.

III, arc carotidien (troisième arc); — IV, crosse aortique (quatrième arc); — VI, artères pulmonaires (sixième arc).

Ao., aorte; — a. sc., artère sous-clavière; — c. a., crosse aortique; — c. B., canal de Botal; — c., carotide; — c. e., carotide externe; — c. i., carotide interne; — c. pr., carotide primitive; — p., artère pulmonaire; — t. p., tronc pulmonaire; — X, X, ligne indiquant la limite entre le tronc et le cou.

Les trois arcs aortiques persistants (3^e, 4^e et 6^e) sont, chez les Lézards, rapprochés les uns des autres et placés dans la partie craniale du tronc; il en est de même chez les Chéloniens, mais chez les Varans et chez les Serpents le troisième arc s'écarte assez des précédents pour passer dans le cou. Il en résulte un allongement très considérable de la partie commune de cet arc insérée sur la crosse droite, et qui forme en arrière des carotides communes une *carotide primaire*. Chez les Crocodiles le troisième arc reste rapproché des deux autres, la carotide externe est très grêle, les deux carotides internes se rapprochent au contraire de la ligne médiane et se soudent en un tronc commun.

Chez les Oiseaux la disposition se rapproche beaucoup de celle des Crocodiles; elle n'en diffère en somme que par la disparition de la crosse gauche de l'aorte et par conséquent par la présence d'une racine aortique unique représentée par la crosse droite qui s'ouvre naturellement dans le ventricule gauche. Les carotides internes se rapprochent de la ligne médiane ou même se rejoignent sur cette dernière en formant une carotide sub-vertébrale impaire. Comme elles s'anastomosent à leur arrivée dans la tête avec les carotides externes, celles-ci deviennent très grêles dans leur trajet cervical et finissent même par s'atrophier.

Chez les Mammifères la disposition fondamentale diffère en ce que le troisième arc ne se porte pas d'habitude sur une seule moitié du quatrième comme il le fait chez les Sauropsidés, mais chacune de ses moitiés reste reliée à la moitié correspondante du quatrième arc. Par suite le quatrième arc persiste des deux côtés; toutefois sa moitié gauche seule se continue dorsalement dans l'aorte dont elle fournit l'unique racine, sa moitié droite est limitée simplement à sa portion ventrale, qui devient le tronc brachio-céphalique.

Le sixième arc forme les artères pulmonaires et du côté gauche un canal de Botal qui relie celles-ci à la crosse de l'aorte.

En somme, la dualité des crosses est propre aux Amphibiens et aux Reptiles. Chez les Oiseaux, la crosse droite persiste seule, la crosse gauche (souvenir reptilien) n'apparaît que très rudimentairement chez l'embryon (GREIL).

Chez les Mammifères on ne trouve pas de traces de la séparation en deux crosses aortiques du tronc artériel, il n'existe que l'artère pulmonaire et un seul tronc aortique. Ce dernier ne représente pas du tout la crosse gauche des Reptiles, mais l'ensemble du tronc artériel après la séparation de l'artère pulmonaire. Plus tard, lorsque la moitié droite du quatrième arc aortique aura disparu dans la plus grande partie de son étendue, ne persistant que dans sa racine ventrale qui porte l'arc carotidien du même côté et l'artère sous-clavière, la crosse aortique gauche paraît seule comme origine de tout le système artériel de la grande circulation, mais les explications précédentes font bien comprendre à quelle partie du système fondamental commun à tous les Vertébrés répond cette prétendue crosse unique. En réalité, il existe donc chez les Mammifères tout d'abord une double crosse aortique dérivée du quatrième arc, plus tard, la sous-clavière développée sur la crosse droite a détourné à son profit une partie du sang de cette crosse; d'autre part, l'aorte thoracique recevant suffisamment de sang par la crosse gauche, et aucune différence n'existant dans la composition du sang parcourant les deux crosses, la portion de crosse droite persistant entre la sous-clavière droite et la crosse gauche a disparu et les rapports actuels se sont établis.

Artères qui naissent des arcs aortiques. — Il existe en dehors des carotides d'autres artères qui prennent naissance sur les arcs aortiques. Ce sont les vaisseaux qui irriguent la région branchiale et le cœur. L'artère sous-clavière, qui chez la plupart des Amniotes se rattache aux arcs aortiques, a une autre origine que les vaisseaux dont nous allons parler et doit être étudiée avec les artères segmentaires.

Les artères nourricières des arcs branchiaux naissent chez les Sélaciens de la portion ventrale des veines branchiales, qui s'anastomosent entre elles à ce niveau et forment de chaque côté un vaisseau longitudinal courant le long de l'extrémité ventrale des arcs (voy. fig. 244). De ce vaisseau partent des arté-

rioles qui se dirigent vers les arcs branchiaux et s'y ramifient. Leurs ramifications en forme de branches d'arbre sont faciles à distinguer, grâce à cette forme, des capillaires branchiaux proprement dits qui ont un tout autre aspect (J. MÜLLER).

De l'artère longitudinale formée par l'anastomose des veines branchiales partent en outre des branches transversales dirigées vers la ligne médiane ventrale et qui s'unissent en un vaisseau longitudinal (artère hypobranchiale), suivant l'artère branchiale sur toute sa longueur. L'artère hypobranchiale s'anastomose avec une branche de l'artère sous-clavière, mais elle fournit auparavant deux artères coronaires destinées au cœur. Chez certains Téléostéens ces dernières viennent directement de la sous-clavière, ce qui s'explique aisément si l'on songe à l'anastomose indiquée ci-dessus. En interrompant en avant de cette dernière le cours de l'artère hypobranchiale, on oblige naturellement le sang des coronaires à venir de la sous-clavière. En résumé, chez les animaux pourvus de branchies, les artères coronaires ne naissent jamais du tronc artériel comme elles le font chez les pulmonés, mais d'artères de la région voisine de ce dernier et qui, contrairement au tronc artériel, contiennent du sang rouge.

Chez les Amphibiens de petite taille il n'existe pas d'artère coronaire et l'on trouve seulement pour le bulbe une artère née de la carotide droite (HYRTL). On admet alors que le muscle cardiaque est nourri directement par le sang renfermé dans le ventricule. Mais chez d'autres Amphibiens de grande taille (*Menopoma*) il existe (KÖNIGSTEIN), une artère coronaire qui naît du bulbe; toutefois on ne sait pas si elle irrigue toute l'épaisseur du muscle cardiaque ou seulement sa surface, tandis que sa profondeur serait nourrie par le sang contenu dans le ventricule. Le cœur des Reptiles possède des artères coronaires qui proviennent de l'aorte droite, c'est-à-dire du tronc à sang rouge. Chez les Oiseaux et les Mammifères les artères coronaires naissent de l'origine du tronc aortique unique, au-dessus des valvules sigmoïdes.

2. — Artères segmentaires.

Ces artères qui donnent naissance à la plupart des artères du corps, y compris celles des extrémités, naissent sur les racines de l'aorte ou sur le tronc de cette dernière sous la forme de petits vaisseaux transversaux disposés par paires entre les somites consécutifs dont ils reproduisent la disposition métamérique. Les artères intestinales peuvent aussi se rattacher à ce groupe de vaisseaux.

a) *Artères segmentaires vraies.* — Les artères segmentaires sont originellement disposées par paires régulièrement distribuées sur toute la longueur du corps constituée par des somites. Elles s'atrophient ensuite par places au voisinage de troncs devenus très puissants et qui captent pour ainsi dire tout le système artériel de leur entourage immédiat, comme on le verra par la suite.

Chaque artère segmentaire, lorsqu'elle est normalement développée, fournit d'abord un petit rameau qui se distribue à la colonne vertébrale, puis un rameau destiné au corps suprarénal du même segment et aux glomérules du rein correspondant; elle se divise ensuite en un rameau dorsal et en un rameau ven-

tral. Le rameau dorsal se porte dans la musculature correspondante et sur la moelle; le rameau ventral irrigue la partie ventrale de la musculature. Les branches médullaires du rameau dorsal s'anastomosent entre elles longitudinalement pour former une *artère spinale ventrale* qui court le long de la moelle. La distribution métamérique primitive des artères segmentaires est bientôt troublée par le développement prépondérant de certaines d'entre elles qui deviennent l'origine du système artériel des membres, comme l'artère sous-clavière aux membres antérieurs. Le développement de cette artère doit être étudié maintenant.

L'artère sous-clavière, qui est le tronc d'origine des artères de l'extrémité antérieure, bien qu'elle fournisse aussi des branches au cou et au tronc, naît toujours d'une artère segmentaire, mais dont la situation relative est très variable. Aussi se rattache-t-elle à des points très divers du système artériel chez les différents animaux. On verra en outre que l'artère sous-clavière se déplace dans le cours de son évolution chez les Oiseaux et chez certains Reptiles et qu'il se forme une artère sous-clavière secondaire dont l'homologie avec la sous-clavière des autres Vertébrés n'est pas complète.

Chez les Sélaciens l'artère sous-clavière est formée par une paire d'artères segmentaires. Elle naît sur les racines de l'aorte. Il en est de même chez les Amphibiens. Chez ces derniers animaux la sous-clavière émet une grosse branche, la *grande artère cutanée* qui s'étend sur la face ventrale du corps en s'unissant à une branche venue de l'artère du membre postérieur, l'*artère épigastrique*.

Dans les Reptiles deux cas peuvent se présenter. Chez le Lézard il y a dans la région céphalique trois paires d'artères segmentaires; les deux premières avortent, la troisième entre dans le crâne en avant de l'atlas et s'unit aux carotides internes, c'est la *vertébrale cérébrale*; la sous-clavière naît de l'artère segmentaire du 7^e segment cervical, les artères segmentaires qui la précèdent cranialement disparaissent après avoir formé en s'anastomosant d'avant en arrière, sur les côtés de la colonne, un tronc longitudinal qui devient l'*artère vertébrale cervicale*, branche de la sous-clavière. Les sous-clavières des Lézards s'insèrent d'abord dorsalement sur le tronc de l'aorte; plus tard, les racines de l'aorte se prolongent en arrière par clivage du tronc de l'aorte, mais ce clivage s'effectue suivant un plan frontal et de telle façon que les deux sous-clavières se trouvent sur la racine droite de l'aorte qui renferme le sang le plus oxygéné. De cette façon, le membre antérieur reçoit, comme l'extrémité céphalique, du sang plus artériel.

Chez les Chéloniens et les Crocodiles l'artère sous-clavière est au contraire transportée sur le troisième arc aortique, où elle prend naissance à côté du tronc carotidien, mais c'est là sans doute une sous-clavière secondaire comme chez les Oiseaux (HOCHSTETTER).

Chez ces derniers il se forme d'abord une sous-clavière primaire qui provient comme chez les autres Vertébrés d'une artère segmentaire née de l'aorte dorsale. Plus tard, il se forme sur la portion ventrale du troisième arc une branche qui va s'unir à la portion distale de la sous-clavière primaire. Cette union faite, la sous-clavière primaire disparaît et la secondaire persiste seule (HOCHSTETTER). Il importe de souligner ce développement de la sous-clavière chez les hauts Reptiles et les Oiseaux parce qu'il amène à des dispositions finales assez voisines de celles des Mammifères si l'on s'en tient à leur aspect extérieur, mais qui en diffèrent tout à fait, comme on le voit par leur mode

de développement, et surtout par ce fait que chez les Sauropsidés la sous-clavière s'attache au troisième arc, tandis que c'est au quatrième qu'elle appartient chez les Mammifères.

Chez les Mammifères la sous-clavière naît de la sixième cervicale qui se continue directement dans la vertébrale cérébrale parce que toutes les artères segmentaires comprises entre la sous-clavière et le crâne ont déjà disparu, et ainsi se forme la vertébrale définitive.

Les artères segmentaires ont disparu dans la portion cervicale du corps à cause de la présence de la vertébrale qui suffit à transporter le sang destiné à la colonne cervicale. De même les premières artères segmentaires qui suivent la sous-clavière disparaissent aussi, le puissant courant sous-clavier captant encore une partie de leur territoire par l'intercostale supérieure. Les autres segmentaires qui suivent se conservent au contraire régulièrement jusqu'au niveau du membre postérieur où leur développement est encore troublé par la formation des puissantes artères du membre. Mais le trouble apporté à leur disposition est moins grand que dans la région antérieure et ces artères se poursuivent régulièrement jusque dans la queue. Toutefois, même chez les animaux primitifs, leur métamérie cesse d'être parfaite vers l'extrémité caudale et il s'en atrophie régulièrement une sur deux chez les Sélaciens.

Chez les Amphibiens les artères segmentaires se réunissent en arrière de la racine de l'aorte en un tronc longitudinal, l'*artère vertébrale collatérale* qui s'étend de chaque côté de la colonne vertébrale et se poursuit jusqu'à l'extrémité de la queue. Cette artère s'étend en avant jusque sur la racine de l'aorte du même côté sur laquelle elle semble prendre naissance. La partie des artères segmentaires comprise entre l'aorte et la vertébrale collatérale disparaît sur la plupart d'entre elles.

Le mode de terminaison de l'aorte en arrière varie beaucoup suivant la forme générale du corps. Chez les animaux pourvus d'une queue puissante, l'aorte se prolonge dans l'intérieur de cette dernière en diminuant à peine son calibre, et la formation sur son trajet d'une forte artère segmentaire destinée au membre postérieur ne change pas beaucoup sa disposition. Mais chez les Mammifères où la queue est toujours moins développée que chez les Vertébrés inférieurs et où les membres postérieurs prennent un développement considérable, la physionomie du système artériel est changée, l'aorte semble se continuer par deux vaisseaux, les *artères iliaques primitives* qui naissent obliquement sur elle, et qui dépassent de beaucoup l'importance du tronc aortique qui se continue en arrière formant l'artère caudale. Chez les animaux à queue rudimentaire ou nulle comme l'Homme, le prolongement de l'aorte n'est représenté que par un tronc très grêle, l'*artère sacrée moyenne*.

b) *Artères des membres*. — Les artères des membres sont formées de deux parties distinctes : une centrale formée par une ou plusieurs artères segmentaires, et une périphérique constituée primitivement par un réseau qui s'unit, au niveau de la racine du membre, à l'extrémité distale de l'artère segmentaire et continue cette dernière. La partie centrale des artères des membres est représentée au membre antérieur par la sous-clavière, au membre postérieur par l'iliaque primitive. On a vu ci-dessus la formation de la sous-clavière.

L'artère iliaque primitive se divise en *iliaque externe* qui est destinée au membre et en *hypogastrique* qui naît de l'origine des artères allantoïdiennes.

L'iliaque externe se prolonge dans la *fémorale* qui forme le principal tronc artériel du membre postérieur. Mais l'artère fémorale n'est pas phylogénétiquement l'artère principale du membre; celle-ci est formée par l'artère *ischiatique* qui est encore la principale artère du membre chez les Amphibiens, les Reptiles et les Oiseaux. Plus tard, chez les embryons de Mammifères la fémorale et l'ischiatique s'anastomosent dans le creux du genou, et la fémorale prenant le rôle principal, l'ischiatique s'atrophie. Chez les Oiseaux et les Reptiles l'ischiatique naît directement sur l'aorte, indiquant que primitivement deux artères segmentaires au moins étaient en rapport avec le membre.

La partie périphérique des artères des membres se forme aux dépens d'un réseau primitif, qui se met en communication avec la partie distale de l'artère ou des artères segmentaires chargées d'irriguer le membre. Ce réseau vasculaire, dont le développement a été bien étudié par ERIK MÜLLER, prend naissance au voisinage des nerfs qui forment les plexus destinés aux membres. Le développement a été plus complètement suivi pour le membre antérieur. De ce réseau qui suit d'abord les ramifications nerveuses principales et qui, par conséquent, s'étend comme elles dans l'axe du membre et sous la peau de ce dernier, se forment des troncs particuliers par suite de l'accroissement de certaines branches du réseau fournissant les vaisseaux définitifs. Le mode de développement de ces branches, qui paraît déterminé dans chaque cas par des conditions particulières de forme et par suite d'échanges nutritifs, d'états hydrodynamiques et de mouvements mécaniques, est représenté dans la phylogénèse par les stades suivants : 1° il y a dans tout le membre antérieur un seul vaisseau courant axialement et qui s'étend jusque dans la main, ce vaisseau reçoit dans le bras le nom d'artère brachiale, dans l'avant-bras il forme l'artère interosseuse interne. Ce stade (*stade de l'interosseuse*) qui persiste encore chez les Ornithorhynques est suivi phylogénétiquement du « *stade de la médiane* » représenté par le développement de l'artère médiane qui suit le nerf du même nom et existe encore à l'état rudimentaire chez l'Homme. Chez les animaux où ce stade est bien développé (Marsupiaux) l'artère médiane représente le prolongement axial de l'artère brachiale et le vaisseau principal de l'avant-bras. Il n'existe pas de radiale ni de cubitale. C'est par des anastomoses entre la médiane et les réseaux des bords ulnaire et radial de l'avant-bras que sont nées la radiale et la cubitale ainsi que les arcades palmaires; puis la médiane régresse et surtout la cubitale passe au premier plan.

Les vaisseaux du membre postérieur ont été moins bien étudiés que ceux du bras. On sait cependant que la jambe possédait d'abord comme l'avant-bras un vaisseau artériel unique, l'artère péronière; plus tard les tibiales antérieure et postérieure se sont développées.

c) *Artères viscérales.* — Les artères du mésonéphros viennent des segmentaires chez les Sélaciens. Elles sont aussi segmentaires dans les embryons des Amniotes, mais avec l'atrophie du corps de Wolff la plupart d'entre elles disparaissent et les autres persistent comme artères des glandes génitales. Les artères rénales des Amphibiens et celles du rein définitif des Amniotes naissent directement sur l'aorte. Il est impossible d'établir leurs relations avec la segmentation primitive et elles semblent naître là où se placent les organes qu'elles irriguent.

Les artères intestinales naissent directement sur l'aorte, mais sont disposées tout d'abord métamériquement, on en compte une quinzaine dans l'em-

bryon humain de 5 millimètres. Plus tard, certaines de ces artères s'atrophient tandis que d'autres se développent; leur disposition définitive présente un grand nombre de variétés.

ART. III. — SYSTÈME VEINEUX.

Le système veineux des Vertébrés offre un type plus compliqué que le système artériel, et la disposition de ses troncs principaux varie plus dans les différents animaux que celle des grosses artères. On a déjà signalé, page 448, les principaux troncs de ce système, il faut maintenant les examiner de plus près.

La forme initiale du système veineux est excessivement simple et représentée par la veine sous-intestinale. Celle-ci prend naissance à l'extrémité caudale et se place le long du bord ventral de l'intestin post-anal qu'elle suit jusqu'au niveau du cloaque. Elle se bifurque alors, entoure le cloaque et se reforme en avant de lui en un tronc unique qui, chez les ancêtres des Vertébrés, devait se jeter directement dans le cœur. Dans l'ontogenèse, la présence de veines importantes destinées à la vésicule ombilicale (veines omphalo-mésentériques) vient troubler cette disposition primitive, et ces veines supplantent la partie craniale de la veine sous-intestinale qu'elles remplacent. Aussi chez les animaux où elle est le mieux développée (Sélaciens), la veine sous-intestinale se continue vers le cœur par la veine omphalo-mésentérique gauche dont elle semble former la terminaison du côté distal.

La veine sous-intestinale n'a qu'une existence temporaire; elle fournit chez les Ichthyopsidés l'importante *veine caudale*, elle peut aussi donner chez les Sélaciens un rameau intestinal, mais chez les Vertébrés supérieurs elle disparaît même dans le développement embryonnaire. Les veines omphalo-mésentériques fournissent chez l'adulte les veines du foie et la veine porte qui conduit dans ce dernier le sang intestinal.

Les veines latérales, très développées chez les Sélaciens (voy. fig. 250), forment à partir des Reptiles les voies de retour du sang qui s'est artérialisé sur la vésicule allantoïde, plus ou moins directement exposée à l'air; elles constituent par conséquent une division très importante du système veineux bien qu'elles n'aient cependant, pour la plus grande partie de leur trajet, qu'une existence temporaire.

Les veines segmentaires qui font suite aux artères de même nom se réunissent toutes dans des troncs longitudinaux parallèles à l'axe du corps, les veines cardinales, comprenant les veines cardinales antérieures et les veines cardinales postérieures. Les cardinales antérieures passent par des phases assez compliquées avant de s'établir comme voies de retour du sang de la tête. Elles naissent tout d'abord médialement aux ganglions craniens, puis il se forme en dehors de ces derniers une veine, la *veine latérale de la tête* qui s'unit à la précédente et la supprime bientôt. On trouve jusque chez les Oiseaux (embryons), une veine latérale de la tête.

Les veines cardinales et les canaux de Cuvier qui leur font suite forment les voies de retour du sang qui a irrigué le rachis. Les cardinales postérieures entrent aussi en connexion avec les reins primitifs, mais il serait inexact de les considérer seulement comme les veines de ces organes, car elles sont avant tout

le résumé des veines segmentaires. Chez les Poissons le système des cardinales devient bientôt prépondérant à cause de l'importance que prennent les parties qu'il dessert et parce qu'il s'empare d'une portion du territoire de la veine sous-intestinale, c'est-à-dire de la veine caudale dérivée de cette dernière.

Chez les animaux pulmonés le rôle des veines cardinales postérieures est beaucoup diminué par l'apparition d'une nouvelle veine impaire, la *veine cave postérieure* qui recueille la majeure partie du sang veineux de toute la partie du corps située caudalement aux canaux de Cuvier.

Il faut étudier ces différents systèmes veineux dans les principaux Vertébrés.

Poissons. — Le système veineux des Poissons garde assez fidèlement la forme primitive; on peut prendre comme type celui des Sélaciens. Chez ces animaux la partie post-cloacale de la veine sous-intestinale s'est largement développée et forme la veine caudale. Celle-ci s'anastomose avec les veines latérales par l'intermédiaire du cercle péri-cloacal. La veine sous-intestinale s'atrophie dans sa plus grande partie située en avant du cloaque, et ne persiste que dans sa portion craniale pour former une des veines définitives de l'intestin spiral.

Le foie, qui se développe sous la forme de deux lobes pairs (*ef.*, fig. 249, C), coupe les veines omphalo-mésentériques en deux parties : l'une craniale qui forme l'embouchure des veines du foie dans le sinus veineux (veines hépatiques), l'autre caudale qui se continue sur les faces latérales de l'intestin en formant les deux troncs omphalo-mésentériques droit et gauche. Caudalement à l'insertion du conduit hépatique dans l'intestin, ces deux troncs s'unissent entre eux par un vaisseau transversal (*a. v.*, fig. 249, D), placé ventralement à l'intestin et destiné à porter dans la portion intra-hépatique de l'omphalo-mésentérique gauche le sang venu du sac vitellin et de l'intestin, lorsque la portion post-hépatique de cette veine se sera atrophiée, puis ils continuent leur trajet sur les côtés du tube digestif. Au niveau de l'ébauche du pancréas dorsal les deux troncs se réunissent à nouveau par une anastomose placée dorsalement au tube digestif (*a. d.*, fig. 249, C, D) et forment ainsi autour de ce dernier un cercle complet, le cercle péri-intestinal. La partie persistante de la veine sous-intestinale constitue une branche insérée sur ce cercle veineux (fig. 249, D). Plus tard sur la portion dorsale du cercle se développe la veine mésentérique qui reçoit le sang de l'intestin (fig. 249, D). A un moment donné, toute la moitié gauche du cercle péri-intestinal s'atrophie et il n'en subsiste que la moitié droite, formant le tronc de la veine porte qui se jette dans le foie. La portion de l'omphalo-mésentérique droite située caudalement au cercle péri-intestinal s'est aussi atrophiée (fig. 249, D). La présence du cercle péri-intestinal a permis à la veine omphalo-mésentérique droite, qui persiste en partie, de recueillir le sang intestinal ramené par les veines mésentériques placées contrairement à la sous-intestinale, du côté dorsal de l'intestin.

La veine cardinale antérieure ramène le sang de la partie dorsale de la tête. Elle présente au niveau de l'orbite et autour de la capsule auditive des élargissements en sinus. Elle reçoit la faciale antérieure et un large sinus hyoïdien. Une autre veine recueille le sang de la tête, c'est la *jugulaire inférieure* qui s'anastomose en avant avec les veines hyoïdiennes, et se jette dans le canal de Cuvier. La jugulaire inférieure reçoit les veines nourricières des branchies et

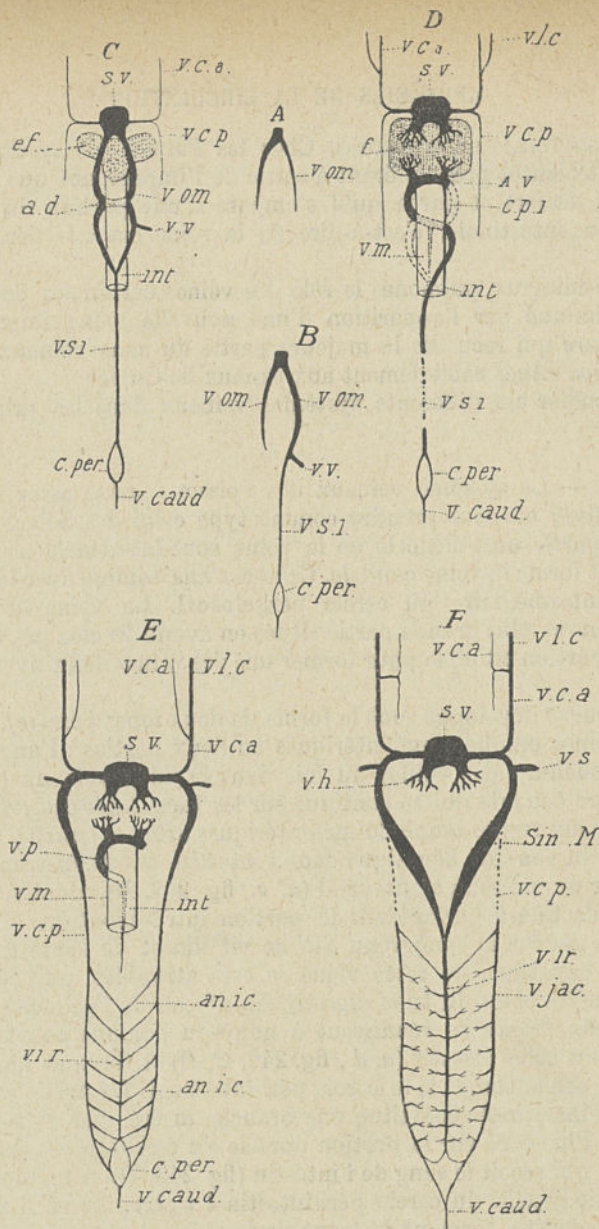


FIG. 249. — Développement du système veineux des Sélaciens (schématique en grande partie d'après HOCHSTETTER).

A, les veines omphalo-mésentériques existent seules. — B, la veine sous-intestinale s'est unie à l'omphalo-mésentérique gauche. — C, ébauche du foie, anastomoses des veines omphalo-mésentériques. — D, atrophie partielle du cercle péri-intestinal, formation de la veine porte. — E, les veines cardinales postérieures entrent en rapport avec l'inter-rénale. — F, atrophie d'une partie des cardinales postérieures et son remplacement par le sinus de Monro.

a. d., anastomose dorsale entre les veines omphalo-mésentériques; — an. i. c., anastomoses entre les cardinales postérieures et l'inter-rénale; — c. p. i., cercle péri-intestinal; — c. per., cercle péri-cloacal; — é. f., ébauche du foie; — f., foie; — int., intestin; — s. v., sinus veineux; — sin. M., sinus de Monro; — v. caud., veine caudale; — v. c. a., veine cardinale antérieure; — v. c. p., veine cardinale postérieure; — v. h., veine hépatique; — v. i. r., veine inter-rénale; — v. Jac., veine de Jacobson; — v. l. c., veine latérale de la tête; — v. m., veine mésentérique; — v. om., veine omphalo-mésentérique; — v. p., veine porte; — v. s., veine sous-clavière; — v. s. i., veine sous-intestinale; — v. v., veine vitelline.

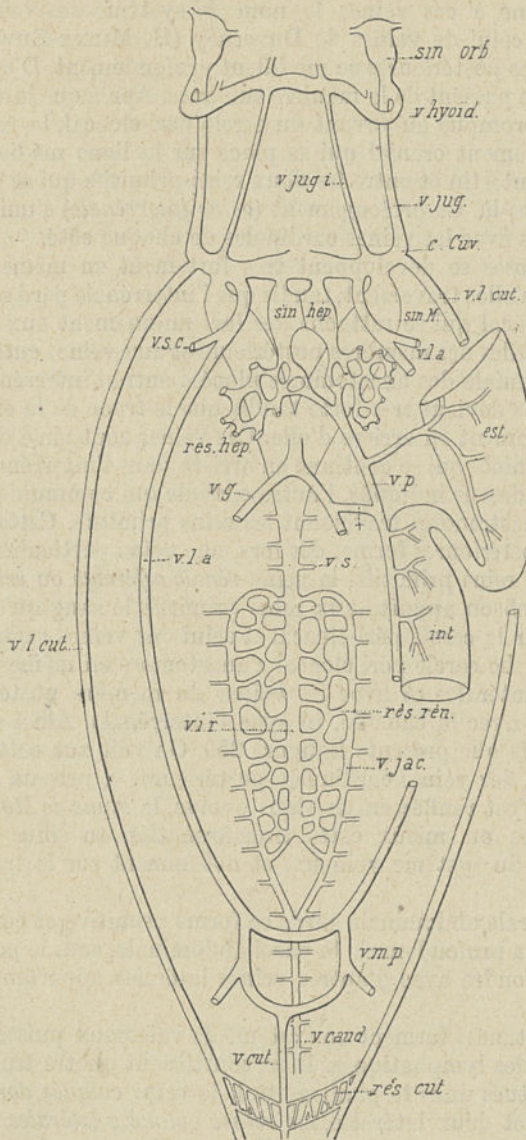


FIG. 250. — Système veineux d'un Sélacien vu par sa face ventrale (figure composée d'après différents auteurs).

c. Cuv., canal de Cuvier; — *est.*, estomac; — *int.*, intestin; — *rés. cut.*, réseau cutané; — *rés. hép.*, réseau capillaire hépatique; — *rés. rén.*, réseau rénal; — *sin. hép.*, sinus hépatique; — *sin. M.*, sinus de Monro; — *sin. orb.*, sinus orbitaire; — *v. caud.*, veine caudale; — *v. cut.*, veine cutanée caudale; — *v. jug.*, veine jugulaire; — *v. jug. i.*, v. jugulaire inférieure; — *v. hyoid.*, v. hyoïdienne; — *v. Jac.*, v. de Jacobson; — *v. g.*, v. génitale; — *v. i. r.*, v. interrénale; — *v. m. p.*, veine du membre postérieur; — *v. p.*, v. porte; — *v. s.*, veine segmentaire; — *v. s. c.*, veine sous-clavière; — +, anastomose entre la veine porte et la veine génitale.

constitue par conséquent la voie efférente des artères nourricières décrites plus haut, on a donné à ces veines le nom de système des veines bronchiques (J. MÜLLER) ou celui de veines de Duverney (H. MILNE-EDWARDS).

Les cardinales postérieures se modifient profondément. D'après HOCHSTETTER, les choses se passent de la manière suivante. Après que la veine sous-intestinale s'est interrompue au-devant du cercle péri-cloacal, la veine caudale envoie un prolongement cranial qui se place sur la ligne médiane dorsalement par rapport à l'intestin et entre les deux reins primitifs qui se sont développés pendant ce temps-là. Ce prolongement (*veine interrénale*) s'unit par des anastomoses obliques avec les veines cardinales de chaque côté.

Ces anastomoses se développent très fortement en même temps que les reins primitifs qu'elles traversent, tandis que l'interrénale perd ses rapports avec le cercle péri-cloacal qui se rattache dès lors uniquement aux veines latérales abdominales, à celles des membres postérieurs et aux veines cutanées. En même temps la plus craniale des anastomoses placées entre l'interrénale et les cardinales postérieures devient très forte tandis que le tronc de la cardinale s'interrompt immédiatement en arrière d'elle. Ces veines sont ainsi divisées en deux parties, l'une craniale qui se continue en arrière dans l'interrénale par l'anastomose craniale ci-dessus indiquée, l'autre caudale qui communique avec l'interrénale par les anastomoses traversant les reins primitifs. Cette partie caudale des cardinales postérieures forme, dès lors, une veine particulière, placée sur le bord externe des reins primitifs, la veine *rénale afférente* ou *veine de Jacobson*. La veine de Jacobson apporte aux reins primitifs le sang qu'elle reçoit de la veine caudale par le cercle péri-cloacal et celui des veines segmentaires qui se greffent sur elle. Le cercle péri-cloacal s'anastomose en même temps à la fois avec les veines latérales et avec les veines du membre postérieur, mais n'a plus de rapports avec la caudale, ni avec l'interrénale. Ainsi s'établissent les rapports définitifs que présente la figure 250. On voit sur cette figure que la portion craniale des veines cardinales postérieures a pris un développement considérable et s'est renflée en un sinus ovoïde, le *sinus de Monro*. Cette dilatation des veines ou mieux cette transformation en sinus s'observe dans d'autres parties du système veineux, et notamment sur le trajet des veines hépatiques.

La veine latérale abdominale garde sa forme primitive et constitue un vaisseau placé dans la profondeur de la paroi abdominale, sous le péritoine, et qu'il ne faut pas confondre avec d'autres veines latérales appartenant au système cutané.

Les veines cutanées forment un système de vaisseaux puissants qui ont été pris à tort pour des lymphatiques. Elles constituent quatre troncs principaux, deux médians situés dans le plan sagittal, la *veine cutanée dorsale* et la *veine cutanée ventrale*, et deux latérales, les *veines cutanées latérales* qui suivent les flancs. La veine cutanée dorsale suit la ligne médiane; au niveau des nageoires dorsales elle se bifurque pour contourner la nageoire au-devant de laquelle elle se reforme. Elle communique en avant avec les veines cutanées de la tête et se jette avec celles-ci dans la jugulaire dorsale. Dans son trajet dorsal elle est reliée par une anastomose profonde à la veine porte rénale. La veine cutanée ventrale court sur toute la longueur du corps, de la ceinture scapulaire à l'extrémité de la queue, mais elle est interrompue au niveau du cloaque et forme deux parties distinctes, une antérieure et une postérieure, qui communiquent largement entre elles par les anastomoses péri-cloacales. La cutanée ventrale anté-

rière se bifurque en avant et se jette de chaque côté dans le tronc commun de la brachiale et de l'abdominale latérale.

Les veines cutanées latérales s'étendent sur le tronc et sur la queue et se jettent en avant dans le sinus de Cuvier. Leur embouchure dans ce dernier, comme du reste celle des autres veines cutanées, est garnie de valvules. Toutes les veines cutanées sont anastomosées entre elles par des veinules qui suivent les inscriptions tendineuses et leur insertion à la peau. Ces veinules résultent elles-mêmes d'un réseau de larges capillaires veineux qui dessinent à la face profonde de la peau, entre celle-ci et les muscles, des mailles régulières dirigées d'avant en arrière comme les fibres musculaires elles-mêmes. C'est ce réseau qui a été pris pour un réseau lymphatique et les veines cutanées pour les gros troncs lymphatiques efférents.

Amphibiens. — La veine sous-intestinale est représentée simplement par sa partie située en arrière du cloaque (veine caudale) et par les veines omphalo-

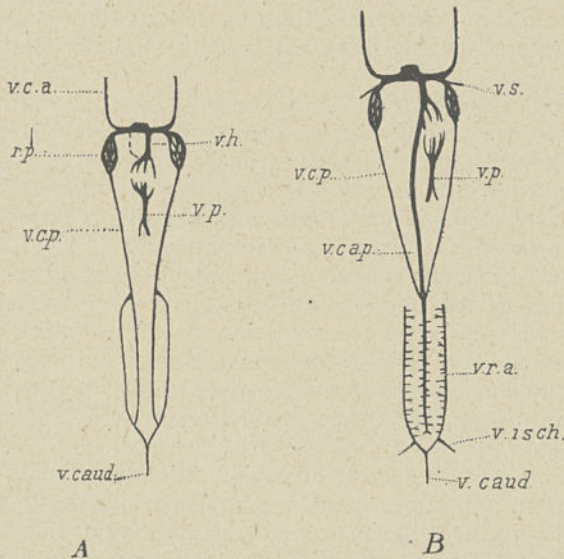


FIG. 251. — Système veineux de la Salamandre avant (A) et après (B) la formation de la veine cave postérieure (schématique, d'après HOCHSTETTER).

r. p., réseau du pronéphros; — v. c. a., veine cardinale antérieure; — v. ca. p., v. cave postérieure; — v. caud., veine caudale; — v. c. p., v. cardinale postérieure; — v. h., v. hépatique; — v. isch., veine ischiatique; — v. p., veine porte; — v. r. a., veine rénale afférente; — v. s., veine sous-clavière.

mésentériques. Ces dernières sont découpées par la formation du foie en deux troncs cranial et caudal, mais à partir d'un moment donné les deux troncs craniaux se réunissent en un seul situé du côté droit et que l'on appelle souvent *veine hépatique droite*. La veine porte se forme également sur la partie dorsale de l'anneau péri-intestinal, et il n'y a pas d'autre particularité à indiquer à ce sujet.

Les deux veines cardinales postérieures s'unissent à la veine caudale; sur

leur partie craniale se développent les tubes du pronéphros autour desquels elles forment un système veineux porte. Dans leur moitié postérieure elles se fendent en deux longitudinalement de manière à dessiner un cercle allongé qui entoure les reins primitifs et qui émet dans leur épaisseur de nombreuses branches transversales anastomotiques. Ainsi se forme le système porte rénal. Au fur et à mesure de son développement les deux vaisseaux médians qui résultent du dédoublement des cardinales se rapprochent l'un de l'autre et se fusionnent sur la ligne médiane en une veine impaire, *veine rénale efférente*, qui formera bientôt une grande partie du tronc de la veine cave postérieure. Les vaisseaux latéraux constitués par la partie postérieure des cardinales perdent toute connexion avec la partie craniale de ces dernières et deviennent par suite des vaisseaux uniquement afférents pour le système porte rénal, ou des veines de Jacobson. Il n'y a pas de cercle péri-cloacal complet, mais les veines de Jacobson sont unies avec la caudale; elles reçoivent sur les côtés les veines ischiatiques venues des membres postérieurs et ces dernières s'unissent aussi avec la veine abdominale impaire représentant les veines latérales des Séla-ciens, de telle sorte que dans ce territoire on retrouve les connexions fondamentales que montrent les Séla-ciens entre les veines caudale, ischiatique et de Jacobson.

La veine abdominale était d'abord paire chez l'embryon et venait déboucher cranialement par deux troncs dans les canaux de Cuvier (Görre) comme le font les veines latérales des Squalés. Ces troncs se réunissent plus tard sur la ligne médiane, puis entrent en connexion par une anastomose avec la veine porte; l'une de leurs embouchures craniales s'atrophie, l'autre perd ses connexions avec le canal de Cuvier et la portion restante de la veine forme simplement une veine cardiaque qui a un trajet récurrent et vient se jeter dans la veine abdominale. Cette dernière contracte pour la première fois chez les Amphibiens des rapports avec la circulation hépatique puisqu'elle se jette dans la veine porte. Cette disposition se maintiendra dans les veines ombilicales des Amniotes, homologues à la veine abdominale, et prendra une importance de plus en plus grande à cause des relations qui s'établissent entre la vésicule allantoïde et les veines ombilicales (placenta).

Pendant que ces changements s'effectuaient, il s'en est produit un autre qui les surpasse tous en importance. Sur la veine hépatique droite s'est formé un bourgeon veineux qui, se dirigeant caudalement, est venu s'unir à l'extrémité antérieure de la veine efférente rénale dont il a été parlé plus haut; ce conduit devient bientôt large et reçoit presque la totalité du sang venu de la moitié postérieure du corps, car il dépasse en grosseur les deux veines cardinales qu'il remplace ainsi dans une grande partie de leurs fonctions : c'est la *veine cave postérieure*. Elle résulte de l'union en un seul conduit de deux parties bien distinctes, l'une craniale née sur la veine hépatique droite, l'autre caudale formée par les cardinales postérieures ou mieux par une partie de ces dernières, les veines rénales efférentes.

La veine cave postérieure est absolument caractéristique de tous les Vertébrés pulmonés. Elle existe déjà chez les Dipneustes.

Elle est accompagnée dans la partie terminale de son trajet par la veine pulmonaire qui, chez les Urodèles, se jette même tout d'abord dans sa lumière et semble par là faire partie du système général des veines du corps. Mais ces connexions sont trompeuses, et il est bien plus probable que la veine cave postérieure, loin d'être le tronc d'origine de la veine pulmonaire, s'est déve-

loppée dans le cours de la phylogénèse sous l'influence des veines pulmonaires (voy. p. 493).

Les veines cardinales antérieures forment les jugulaires externe et interne. Au près d'elles dans les canaux de Cuvier débouche une grosse veine, la *grande veine cutanée* dont la branche postérieure très développée s'étend jusque dans la queue sur les côtés de laquelle elle se continue. Cette veine recueille le sang qui a parcouru la peau, et comme la respiration cutanée joue chez ces animaux un grand rôle, la grande veine cutanée forme un des troncs importants du système veineux.

Reptiles. — Chez les Reptiles, la veine sous-intestinale n'est représentée que par la veine caudale et par les deux veines omphalo-mésentériques. Celles-ci se comportent tout d'abord comme chez les Sélaciens, c'est-à-dire forment une première anastomose ventrale située cranialement et destinée à porter le sang de l'intestin dans la moitié du foie située du côté où s'atrophiera la veine omphalo-mésentérique; puis une deuxième anastomose, dorsale, qui forme avec la première le cercle péri-intestinal et sur laquelle viendra s'insérer la veine mésentérique. Après avoir formé cette anastomose dorsale, les deux veines omphalo-mésentériques se portent sur le côté ventral où elles s'anastomosent de nouveau en un tronc commun qui se divise bientôt en deux veines qui se répandent à la surface du cercle vitellin. Il se forme ainsi un deuxième cercle péri-intestinal situé caudalement au premier (voy. fig. 254). La branche droite de ce deuxième cercle s'atrophie complètement, et inversement disparaît la branche gauche du premier cercle péri-intestinal. Dès lors le sang revenu du sac vitellin arrive au foie par un tronc unique, enroulé en spirale autour du tube digestif et qui dérive de l'une et de l'autre omphalo-mésentériques, conservées dans des portions alternantes rendues continues par les anastomoses dont il a été parlé.

Chez les Reptiles la formation de l'estomac est plus précoce que chez les Sélaciens, aussi le deuxième cercle caudal est souvent considéré comme le cercle péri-intestinal, parce qu'il est effectivement situé autour de l'intestin, tandis que le premier embrasse plutôt la partie caudale de l'estomac, mais il est clair cependant que le cercle péri-intestinal des Sélaciens est bien représenté par le premier cercle des Reptiles.

A partir des Reptiles on voit apparaître pendant le cours de la vie embryonnaire l'importance des rapports entre les veines ombilicales et la vésicule allantoïde. Les veines ombilicales naissent à la surface de cette dernière et forment deux troncs droit et gauche qui suivent les parois latérales du corps et viennent déboucher dans les conduits de Cuvier. Toutes deux s'anastomosent au niveau de l'ombilic, et de là se portent en avant. La gauche arrivée au bord caudal du foie entre en rapport avec le réseau vasculaire hépatique. La partie située en avant du foie s'atrophie et tout le sang qu'elle renferme passe désormais dans le foie qu'elle traverse directement, par une voie large disposée obliquement de la veine ombilicale gauche à la veine hépatique droite, le *canal d'Arantius*. Ce canal sert à conduire à travers le foie jusque dans la veine cave postérieure le sang qui s'est oxygéné à la surface de l'allantoïde. La veine ombilicale gauche grandit peu à peu tandis que la droite s'atrophie.

Il existe chez l'adulte une veine abdominale qui se jette dans le ligament suspenseur du foie et conduit à la veine porte. On pourrait supposer que cette veine est un reste de l'ombilicale de l'embryon. Il n'en est rien, car il existe à

un moment donné, conjointement avec la veine ombilicale, deux veines abdominales d'abord paires qui se réunissent et forment la veine définitive. Ces veines abdominales, simples branches des ombilicales chez les Reptiles, représentent les veines latérales des Poissons et la veine abdominale des Amphibiens. Les veines ombilicales ne sont à proprement parler que des branches allantoidiennes de ces veines, mais le développement considérable que prend l'allantoïde et son importance fonctionnelle font que ces branches supplantent les troncs dont elles sont issues.

Les veines cardinales postérieures s'étendent tout le long du mésonéphros dorsalement. La veine caudale se prolonge en avant, puis se bifurque en fournissant des branches transversales qui traversent le rein primitif et se jettent

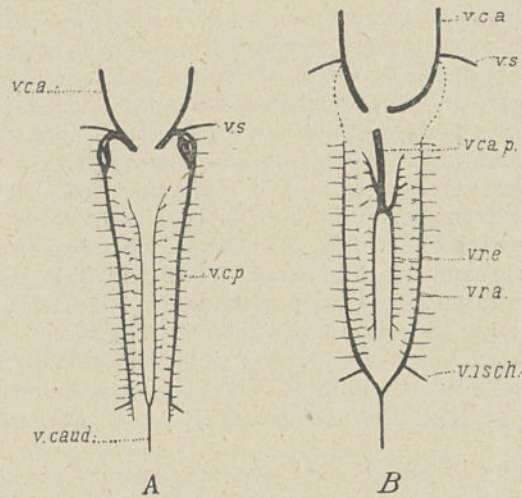


FIG. 252. — Système veineux du Léopard, avant (A) et après (B) la formation de la veine cave postérieure (schématique d'après HOCHSTETTER).

v. c. a., veine cardinale antérieure; — v. ca. p., v. cave postérieure; — v. caud., v. caudale; — v. c. p., veine cardinale postérieure; — v. isch., veine ischiatique; — v. r. a., veine rénale afférente; — v. r. e., v. rénale efférente; — v. s., veine sous-clavière.

dans les cardinales, formant le système porte rénal. A un moment donné, la caudale perd ses relations avec les veines afférentes qu'elle avait formées et s'unit au contraire à l'extrémité caudale des veines cardinales en arrière de l'ischiatique (fig. 252, B). Simultanément la partie craniale des cardinales postérieures s'atrophie, et dès lors, le sang qu'elles renferment ne pouvant plus arriver dans les canaux de Cuvier prend un cours inverse de celui qu'il avait précédemment et gagne les rénales afférentes primitives qui sont devenues maintenant efférentes, tandis que la partie postérieure des veines cardinales forme les veines de Jacobson. Les deux efférentes rénales définitives se réunissent par une large anastomose transversale qui conduit le sang de la gauche dans la droite. Cette dernière se continue en avant par la veine cave postérieure venue de l'hépatique droite.

Oiseaux. — Les deux veines omphalo-mésentériques se réunissent en un tronc commun qui traverse le foie et forment en arrière de ce dernier deux cer-

cles péri-intestinaux analogues à ceux des Reptiles et qui se comportent de même. Par suite, le tronc unique omphalo-mésentérique décrit un tour de spirale complet autour de l'intestin.

Les veines ombilicales se comportent comme chez les Reptiles, la gauche forme dans le foie un conduit bien développé, le canal d'Arantius, qui aboutit à la veine hépatique droite. Elle persiste après la naissance comme une veine de la paroi ventrale. La droite s'atrophie entièrement.

Les canaux de Cuvier forment les deux veines caves antérieures.

Le sort des veines cardinales est le même que chez les Reptiles; toutefois, les veines efférentes rénales ne sont pas des branches de la caudale, ni un

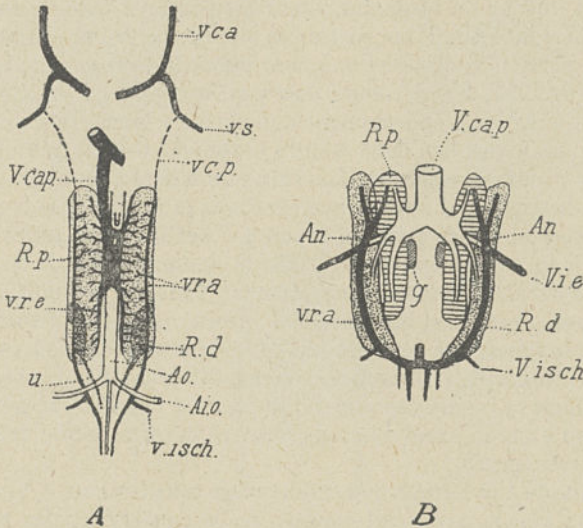


FIG. 253. — Deux stades du développement des veines chez le Poulet (schématique d'après HOCHSTETTER).

A, embryon plus jeune. — B, embryon plus âgé.

A. io., tronc commun des artères ischiatique et ombilicale; — An., anastomose entre la v. rénale afférente et la v. cave postérieure; — Ao., aorte; — g., glande génitale; — R. d., rein définitif; — R. p., rein primitif; — u., urètre; — v. c. a., v. cardinale antérieure; — v. c. p., v. cardinale postérieure; — v. ca. p., veine cave postérieure; — v. i. e., v. iliaque externe; — V. isch., v. ischiatique; — v. r. a., v. rénale afférente; — v. r. e., v. rénale efférente; — v. s., veine sous-clavière.

dédoulement des cardinales postérieures, ce sont deux rameaux nés, le droit de la veine hépatique, le gauche d'une manière indépendante. Les cardinales postérieures s'atrophient dans leur partie craniale et leur partie caudale devient une veine de Jacobson. Les deux cardinales postérieures s'anastomosent entre elles en arrière de l'ischiatique, comme chez les Reptiles, et forment un cercle veineux sur lequel débouchent la veine ischiatique caudale et une anastomose médiane (veine coccygéo-mésentérique), venue de la veine mésentérique reliant ainsi le système de la veine porte à celui de la veine cave postérieure (voy. fig. 253 B). Le système porte rénal n'est développé que chez l'embryon. De bonne heure et pendant que se forment les reins définitifs, l'iliaque externe qui se jette sur la veine de Jacobson envoie à la veine cave

une large anastomose qui passe sur la face ventrale du rein définitif et qui transporte directement dans la veine cave le sang des extrémités postérieures. La veine cave s'est développée, comme ailleurs, aux dépens de deux parties, l'une formée par la veine hépatique droite, l'autre par les veines efférentes du rein primitif.

Mammifères. — Chez les Mammifères, les deux veines omphalo-mésentériques restent d'abord indépendantes l'une de l'autre dans le foie comme chez les Reptiles. Elles s'unissent ensuite dans cet organe par une anastomose et forment en arrière de lui deux cercles comme chez les autres Amniotes, et de telle manière que le tronc commun omphalo-mésentérique décrit un tour de spire complet autour de l'intestin avant de pénétrer dans le foie. Sur le premier cercle péri-intestinal on distingue de bonne heure un tronc allant en écharpe de la portion distale de l'omphalo-mésentérique gauche à la veine hépatique droite (fig. 254, B), ce tronc fera partie plus tard du canal d'Arantius. Le foie qui se développe énormément dans le sens transversal englobe bientôt les extrémités craniales des deux veines ombilicales et les réduit à former une partie de ses propres vaisseaux. La veine ombilicale gauche a émis pendant ce temps une branche qui s'est continuée dans le foie avec le tronc en écharpe indiqué ci-dessus et forme avec lui le canal d'Arantius qui désormais conduira directement à la veine hépatique droite le sang venu de la veine ombilicale gauche. Cette dernière résume à ce moment toute la circulation veineuse de l'allantoïde parce que la veine ombilicale droite qui est anastomosée avec elle dans toute la longueur du cordon s'est atrophiée au point où ce dernier passe dans la paroi du corps, interrompant ainsi totalement le passage du sang de l'allantoïde dans la veine ombilicale droite. Le reste de la veine ombilicale droite contenu dans la paroi du corps formera désormais une veine de la paroi, la veine épigastrique.

Les canaux de Cuvier, qui persistent chez tous les autres Vertébrés en formant les deux veines caves antérieures, ne se conservent pas tous deux chez les Mammifères, et chez la plupart d'entre eux le canal de Cuvier gauche s'atrophie. Il s'établit préalablement une anastomose oblique entre les deux canaux de Cuvier qui se sont redressés et qui forment les deux *veines caves antérieures*, puis la portion du canal gauche comprise entre cette anastomose et le cœur disparaît, moins sa partie tout à fait proximale, qui s'ouvre dans l'oreillette droite en formant le *sinus coronaire*. La veine cave supérieure gauche s'atrophie chez les Édentés, les Cétacés, Carnivores, Prosimiens et Primates et il reste une seule veine cave antérieure, la droite.

Le sort des veines cardinales postérieures rappelle un peu celui qu'elles présentent dans les autres Vertébrés, mais avec des différences assez considérables qui tiennent principalement à la réduction du système porte rénal en même temps qu'au développement des membres postérieurs. Il se forme, comme chez le Poulet, des veines rénales efférentes indépendantes de la veine caudale. La droite se continue avec l'hépatique droite source de la veine cave. Ces veines rénales efférentes ne jouent jamais un rôle bien important, car le système porte rénal se développe peu, et bientôt une large anastomose transversale qui les réunit aux cardinales correspondantes suffit à recevoir le sang des cardinales postérieures sans que celui-ci soit obligé de traverser le rein primitif. La portion craniale des rénales efférentes forme les veines surrénales, leur portion caudale s'atrophie.

Ces veines ont formé avec le bourgeon venu de l'hépatique droite la portion craniale du tronc de la veine cave postérieure. La portion caudale de ce tronc va prendre naissance aux dépens d'une partie des cardinales postérieures et notamment de la cardinale droite. Pour cela, une anastomose oblique s'établit

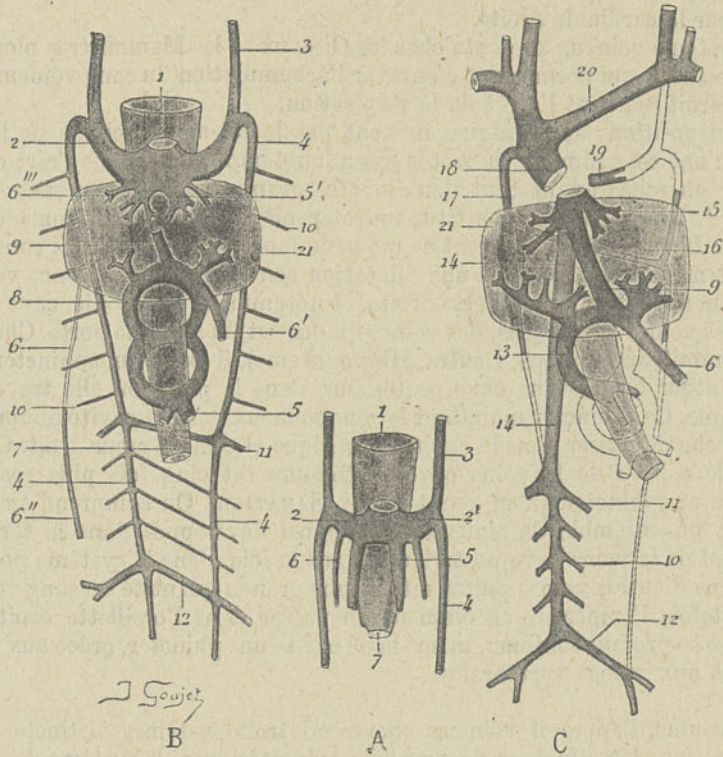


FIG. 254. — Développement du système veineux chez les Mammifères (schéma imité des auteurs).

A, État primitif. — B, développement de la circulation hépatique. — C, état pendant la vie fœtale.

(Sinus veineux; — 2, canal de Cuvier droit; — 2', canal de Cuvier gauche; — 3, v. cardinale antérieure; — 4, v. card. postérieure; — 5, v. omphalo-mésentérique gauche; — 5', portion supérieure de cette veine, devenue v. hépatique efférente en B; — 6, v. ombilicale droite; — 6', v. ombilicale gauche (en B); — 6'', portion persistante de la v. ombilicale droite (v. épigastrique); — 6''', portion supérieure de la v. ombilicale droite devenue efférente hépatique (en B); — 7, tube digestif; — 8, premier cercle péri-intestinal; — 9, rudiment du canal d'Arantius (en B); — 10, une veine segmentaire; — 11, veine rénale; — 12, veine iliaque primitive gauche; — 13, veine porte; — 14, v. cave postérieure; — 15, v. sus-hépatique gauche; — 16, anastomose entre les deux cardinales postérieures; — 17, v. azygos; — 18, v. cave supérieure; — 19, sinus de la veine coronaire; — 20, tronc brachio-céphalique gauche; — 21, foie.

entre les deux cardinales postérieures au niveau de la veine iliaque externe (12, fig. 254, B), cette anastomose conduit le sang du membre postérieur gauche dans la cardinale droite. Celle-ci se développe naturellement davantage jusqu'au point où elle rencontre la portion antérieure du tronc de la veine cave postérieure. Là elle se continue avec ce dernier et forme sa partie

postérieure. La partie des cardinales postérieures comprise entre le canal de Cuvier et l'anastomose de la veine cave qui ramène la majeure partie du sang devient grêle et s'atrophie en partie. Elle disparaît notamment dans son insertion sur le canal de Cuvier gauche et forme du même côté la veine *hémiazygos*, qui s'unit par une anastomose oblique (16, fig. 254, C) à l'*azygos* formée par la cardinale droite.

Le système veineux présente chez les Oiseaux et les Mammifères plongeurs des dispositions qui permettent d'enrayer l'accumulation du sang veineux dans le cœur droit pendant l'arrêt de la respiration.

Ces dispositions anatomiques ne sont pas la raison principale de la propriété qu'ont ces animaux de rester assez longtemps éloignés de l'air; celle-ci doit être cherchée avant tout dans la plus grande quantité du sang de ces espèces (P. BERT) qui leur constitue un réservoir d'oxygène plus considérable, mais elles favorisent évidemment ce mode de fonctionnement. Elles consistent principalement (Canard) dans une dilatation considérable des troncs veineux qui ramènent le sang à l'oreillette droite, et notamment de la veine cave postérieure, des veines hépatiques, des veines iliaques et du système porte. Chez certains Mammifères (Phoque, Loutre, Hippopotame), il existe un sphincter musculaire autour de la veine cave postérieure dans le point où elle traverse le diaphragme. Ce sphincter maintient le sang veineux dans la cavité abdominale et l'empêche de passer dans la cavité thoracique et dans le cœur droit. Chez la Loutre, le calibre de la veine cave postérieure est cinq fois plus grand en arrière de ce sphincter qu'en avant de lui (SABATIER). On comprend aisément comment un ensemble de sinus veineux ainsi développés dans le territoire abdominal de la veine cave postérieure, dans le foie, dans le système porte, et même dans d'autres veines puisse retenir une grande quantité du sang veineux sans toutefois l'empêcher absolument de passer dans l'oreillette droite, car ce passage se produit toujours, même là où existe un sphincter, grâce aux veines *azygos* et aux veines vertébrales.

En résumé, l'appareil veineux comprend trois systèmes distincts : celui de la veine sous-intestinale et des omphalo-mésentériques; le système des veines cardinales; le système de la veine cave postérieure.

Le système de la veine sous-intestinale est une voie veineuse primitive qui s'atrophie en grande partie. Les veines intestinales qui dérivent des omphalo-mésentériques forment la veine porte qui prend origine sur le côté dorsal de l'intestin où elle reçoit les mésentériques placées dans le mésentère, pour passer de là à son côté ventral et se rendre au foie. La veine porte présente à sa périphérie des anastomoses avec le système des cardinales ou celui de la veine cave postérieure. Ces anastomoses se font naturellement dans le domaine du cercle péri-cloacal chez les Poissons ou par les veines de l'intestin terminal. Elles sont volumineuses chez les Vertébrés inférieurs, plus grêles chez les Mammifères. Il peut exister aussi chez certains Sélaciens une anastomose entre une grosse branche de la veine porte (la *liéno-gastrique*) et la veine cardinale par l'intermédiaire d'une veine génitale qui reçoit le tronc anastomotique porte et se jette dans la cardinale (voy. fig. 250).

Le système des veines cardinales comprend les cardinales antérieures et les cardinales postérieures. Ces dernières subissent plus de changements que les antérieures. Elles se divisent en deux parties, l'une craniale, l'autre caudale, qui ne se continuent plus l'une dans l'autre. La craniale persiste fort déve-

loppée chez les Sélaciens formant la cardinale définitive, elle s'atrophie complètement (Sauropsidés), ou bien persiste comme un tronc subordonné (hémiazygos, azygos, Mammifères). La partie caudale forme typiquement chez tous les Vertébrés la veine afférente du système porte rénal, qui reçoit d'ailleurs les veines segmentaires de la région correspondante et celles du membre postérieur. Mais chez les Vertébrés supérieurs le système porte rénal subissant une régression considérable et finissant même par disparaître, elle perd peu à peu cette fonction (Oiseaux), et sert à transporter le sang des membres postérieurs dans la veine cave inférieure, ou bien chez les Mammifères, elle ne remplit jamais la fonction d'afférente rénale, et la veine cardinale postérieure droite forme chez ces animaux la partie caudale de la veine cave postérieure qui reçoit directement le sang des deux membres postérieurs.

Le système de la veine cave postérieure est propre à tous les animaux qui respirent par des poumons, Dipneustes inclus. L'origine de cette veine est assez difficile à expliquer; elle remplit en effet un rôle qui incombe chez les branchiés aux cardinales postérieures, et il semble que ces veines auraient pu continuer à le remplir chez les pulmonés. Il suffirait d'imaginer une anastomose entre les rénales efférentes et la partie craniale des cardinales postérieures conservée comme cela existe chez les Sélaciens pour avoir une large voie veineuse capable de ramener au cœur le sang de la partie postérieure du corps. Mais les choses ne se sont pas passées ainsi. On peut supposer que la veine cave postérieure s'est formée aux dépens des veines pulmonaires et qu'elle a pris ensuite un développement énorme à cause des avantages qui ont résulté de son apparition. Les veines pulmonaires ont sans doute apparu sous la forme de réseaux placés dans les mésos latéraux et qui débouchaient dans le sinus veineux. Ces réseaux ont pu entrer en relation avec des branches du système veineux porte rénal, et dès lors s'est établi un courant direct de ce système au sinus veineux. Ce courant a pris une grande importance, il s'est à cause de cela même libéré de ses connexions avec le réseau pulmonaire et a formé la grosse veine cave postérieure. Certains faits semblent contraires à cette manière de voir : A. SABATIER a fait remarquer que la veine pulmonaire était sans doute une partie du système veineux général, qui débouchait primitivement dans la veine cave; d'autre part, chez les embryons des Urodèles, la veine pulmonaire se jette dans la veine cave, et chez les Dipneustes la veine pulmonaire, très petite, est comprise dans la paroi de la veine cave dont elle paraît dériver. Mais ces rapports s'expliquent suffisamment par la grosseur relative de ces vaisseaux et par le voisinage de leur embouchure dans le sinus veineux, et ils ne prouvent pas que la veine pulmonaire soit une branche de la veine cave postérieure, née postérieurement à celle-ci. L'hypothèse ci-dessus a l'avantage de faire comprendre l'origine d'un nouveau vaisseau alors que la fonction qu'il remplit était déjà assurée d'autre part. Dès que les réseaux de la veine pulmonaire sont entrés en rapport avec ceux du système rénal et notamment avec ses efférents, il a pu s'établir une communication directe de ces canaux avec le cœur, et comme le système porte rénal est en rapport plus ou moins direct avec la veine caudale et avec les membres postérieurs qui se développent de plus en plus chez les Vertébrés supérieurs, la nouvelle voie veineuse a pris rapidement une grande valeur et un développement précoce qui masquent ses relations primitives avec les veines pulmonaires. La veine cave postérieure et l'hépatique droite sont entrées en rapport l'une avec l'autre à cause du voisinage de leurs embouchures dans le sinus veineux, et c'est ainsi que dans l'ontogenèse, à cause de l'apparition

plus précoce des veines hépatiques, la veine cave postérieure naît comme une branche de l'hépatique droite. L'hépatique droite et la veine cave postérieure sont donc liées de bonne heure et le puissant courant qu'elles forment détourne le sang de la veine hépatique gauche qui cesse de se poursuivre jusque dans le sinus veineux.

ART. IV. — ORIGINE, MODES DE RAMIFICATION ET STRUCTURE DES VAISSEAUX

L'origine phylogénétique du système vasculaire qui pourrait nous éclairer sur la structure fondamentale des vaisseaux est encore mal connue. Beaucoup d'auteurs, à la suite de H. MILNE-EDWARDS, considèrent le système vasculaire comme formé par des lacunes de la cavité générale primitive régularisées.

R. S. BERGH pense qu'il provient de cellules contractiles arrangées en conduits, car le mouvement du liquide nourricier est une nécessité absolue et de la première heure. Ces conduits se formèrent dans la cavité primitive du corps, (cavité de segmentation et schizocèle), puis la contractilité se concentra progressivement sur quelques points, tandis que le reste de leur parcours se transformait en un revêtement endothélial qui est, par sa nature, très approprié aux échanges. La structure du système circulatoire chez les Mollusques, les Annélides et les Insectes est en rapport avec cette hypothèse, car chez tous ces animaux l'endothélium manque dans toutes les parties contractiles des vaisseaux qui sont simplement tapissées par une mince membrane propre qui est comme le sarcolemme des muscles vasculaires.

Quoi qu'il en soit, chez les Vertébrés le système vasculaire est primitivement représenté par un réseau continu de tubes endothéliaux, ou plutôt de tubes dont la paroi formée par une lame protoplasmique très mince, nucléée, mais non divisible en cellules distinctes, se segmente plus tard en cellules et forme l'endothélium qui tapisse la lumière de tous les vaisseaux et du cœur.

Le premier système vasculaire est disposé en réseau, en effet, en dehors des vaisseaux limites — c'est-à-dire des troncs longitudinaux qui bornent un des côtés du réseau comme la veine sous-intestinale et l'aorte — les arcs aortiques seulement et les vaisseaux segmentaires forment des tubes indépendants sur une certaine longueur. Et encore leur indépendance n'est que relative et causée par la disposition des parties environnantes. Les arcs aortiques forment un tube unique parce qu'ils sont contraints à passer dans l'arc branchial isolé de ses voisins par les fentes, mais lorsque l'arc branchial n'est pas bien limité, comme cela arrive pour les derniers arcs des Vertébrés supérieurs, l'arc aortique est représenté à un moment donné par un réseau qui se régularise plus tard ou qui disparaît (derniers arcs aortiques du Lapin). De même les vaisseaux segmentaires ne sont indépendants que dans la partie la plus interne de leur trajet répondant à la partie du corps où les somites gardent le plus longtemps leur disposition segmentaire; en dehors de ceux-ci ils ne tardent pas à s'anastomoser les uns avec les autres dans le sens longitudinal, formant les artères vertébrales ou les veines cardinales, et latéralement à ces troncs longitudinaux les anastomoses se multiplient de manière à conduire à un réseau compliqué. Les vaisseaux segmentaires sont en réalité individualisés sur une moins grande longueur chez les embryons que dans certaines parties de l'adulte

(région moyenne du tronc et queue des Squalés), où les conditions de développement des métamères restant à peu près les mêmes pour un certain nombre d'entre eux et les vaisseaux de ces métamères n'étant pas troublés par la présence de gros troncs qui peuvent capter une partie de leur territoire (voy. p. 478), il peut se former des vaisseaux segmentaires bien nets et individualisés sur une grande longueur. Mais ces derniers sont à proprement parler secondaires et représentent les vaisseaux segmentaires de l'embryon augmentés d'une grande partie du réseau primitif qu'ils ont absorbée et disposée dans le prolongement de leur direction primitive.

La disposition réticulée du système vasculaire primitif est la plus favorable au développement ultérieur des troncs ou des vaisseaux principaux qui se forment sur ce réseau suivant les nécessités mécaniques ou physiologiques. Sur ce réseau fondamental commun se développent des branches qui peuvent être différentes suivant les formes animales ou qui peuvent même apparaître identiques dans des espèces différant complètement par leurs autres caractères, et la connaissance du réseau initial permet d'expliquer cette ressemblance sans invoquer une généalogie invraisemblable. La disposition réticulée permet aussi les changements de cours du sang dont l'embryologie montre tant d'exemples. On en a cité quelques-uns, à propos des veines cardinales des Sélaciens (partie postérieure) qui d'abord efférentes rénales deviennent ensuite afférentes. De même la direction du courant sanguin change dans la veine cardiaque des Amphibiens formée par l'extrémité craniale d'une veine abdominale, et se dirige d'avant en arrière, tandis qu'elle se faisait d'abord en sens inverse. Ce renversement du courant peut même être porté plus loin et faire qu'une portion de vaisseau qui conduisait à un moment donné du sang veineux charrie ensuite du sang artériel, comme c'est le cas pour les artères mandibulaires et hyoïdiennes des Téléostéens qui, formées par la partie ventrale des premiers arcs aortiques, contenaient d'abord comme ceux-ci du sang veineux.

La réticulation primitive fait comprendre pourquoi il n'existe aucun vaisseau d'une certaine importance qui soit complètement libre et indépendant de ses voisins. On décrit souvent, pour les commodités de l'exposition, les veines et les artères comme les branches d'un arbre, mais loin de se terminer librement comme ces dernières et de rester indépendantes les unes des autres, les branches vasculaires sont toujours unies sur un ou sur plusieurs points de leur parcours aux branches de même nature, c'est-à-dire artérielles ou veineuses venues du même tronc qu'elles ou d'un tronc voisin.

Telles sont pour les artères, les anastomoses du cœlé céphalique des Poissons, ou chez les Vertébrés supérieurs, celle de la vertébrale et de la carotide interne à la base du cerveau. Telles sont encore les anastomoses des artères des membres, celles des artères stomachiques, des artères mésentériques, etc. Ce ne sont là que les plus grosses anastomoses, celles que la dissection montre aisément, mais il en est d'autres bien plus nombreuses, au delà des points où celles-ci sont situées. Toutes ces anastomoses rendent solidaires les différents vaisseaux d'un même territoire et empêchent ce dernier de manquer de sang par l'oblitération d'un seul d'entre eux. Dans des points très limités du système artériel il existe cependant des artérioles vraiment terminales, c'est-à-dire sans connexions latérales avec leurs voisines (cerveau, rate); dans ce cas l'oblitération de l'une d'entre elles entraîne la disparition du sang dans tout son territoire qui est frappé de mort et de dégénérescence.

Dans les veines, les grosses anastomoses sont encore plus fréquentes, et le

système veineux de l'adulte présente en nombre de points une disposition réticulée.

Les anastomoses des artères ou des veines permettent à la circulation de continuer à se faire après la ligature d'un gros tronc. Des conduits anastomotiques parfois très fins et qui existaient entre les parties proximale et distale du vaisseau oblitéré se développent énormément et assurent la marche du sang. Ces anastomoses entrent en jeu de cette manière dans certains cas pathologiques, par exemple les anastomoses du système porte intestinal avec la veine cave postérieure permettent le retour du sang au cœur, lorsqu'une cirrhose du foie gêne la circulation porte.

Si le mode de ramification des troncs vasculaires est d'habitude comparable à celui des branches d'un arbre, il n'en est pas cependant toujours et partout ainsi. On rencontre toujours dans l'organisme certains points où le mode de ramification est tout autre et, dans certaines espèces, des vaisseaux qui présentent ailleurs une ramescence typique prennent ce caractère nouveau. Ce mode de ramification particulier forme ce qu'on appelle les *réseaux admirables*. Il consiste en ce qu'un vaisseau, au lieu de se ramifier progressivement, se divise tout à coup, près de son origine, en un grand nombre de troncs secondaires qui marchent parallèlement les uns aux autres ou s'anastomosent entre eux. Les réseaux admirables ont été divisés par JOHANNES MÜLLER en deux groupes, les réseaux admirables unipolaires ou *monocentriques*, et les réseaux admirables bipolaires ou *amphicentriques*. Les premiers sont constitués par des vaisseaux d'une même espèce (artériels ou veineux) qui, après s'être formés par subdivision du tronc principal, se continuent directement avec un réseau capillaire et par conséquent changent de nature au niveau de ce dernier. Les réseaux bipolaires, au contraire, avant de passer dans les capillaires, se reconstituent en un tronc de même nature que celui d'où ils sont sortis. De semblables réseaux bipolaires se rencontrent sur l'artère et la veine mésentériques de quelques Poissons (Thon), sur le trajet de certaines artères céphaliques des Ruminants, etc. Ceux du premier type sont représentés par les ramifications très nombreuses de l'artère brachiale des Paresseux.

Les réseaux admirables ne se rencontrent pas seulement sur le trajet de vaisseaux d'un certain calibre, ils peuvent exister aussi sur les plus fines ramifications de ces vaisseaux et dans le système capillaire. Tels sont le réseau admirable bipolaire artériel formé dans le glomérule du rein par l'artère glomérulaire et le réseau bipolaire veineux de la veine porte dans le foie.

La caractéristique du réseau admirable doit être recherchée exclusivement dans le fait de la ramification anormale d'un vaisseau artériel ou veineux, que cette ramification se fasse à la place où existe d'habitude un tronc unique (réseau monocentrique), ou bien qu'après s'être formée elle reconstitue un tronc de même nature que celui d'où elle est sortie (réseau amphicentrique).

Les réseaux admirables sont très souvent groupés par deux dans un même organe, l'un d'eux étant veineux, l'autre artériel. Tel est le cas des réseaux admirables des vaisseaux mésentériques du Thon, et de ceux que l'on rencontre dans la glande choroidienne des Téléostéens. Dans ce cas on dit que l'on a affaire à des réseaux admirables doubles (J. MÜLLER).

En tenant compte de ce qui vient d'être dit, on peut néanmoins considérer le système vasculaire comme formé de deux arbres, l'un artériel et l'autre veineux. Les connexions entre ces deux arbres s'établissent au niveau de leurs

rameaux terminaux par des portions du réseau primitif qui sont restées pour ainsi dire à l'état embryonnaire et sont formées par de simples tubes endothéliaux, les capillaires.

a) Capillaires.

La disposition la plus simple des capillaires est celle d'une anse qui s'étend entre une artère et une veine voisines. Un très bon exemple en est donné par les vaisseaux de la queue des Tétards. Mais d'habitude les choses ne restent pas aussi simples, l'anse se bifurque et se complique de mille manières de façon à former un réseau dont il est très difficile de trouver le point d'origine et l'aboutissant lorsqu'il est développé dans les trois directions de l'espace, comme c'est le cas ordinaire dans les organes. Ce réseau est, au contraire, plus facile à débrouiller lorsqu'il est étalé dans un seul plan, comme cela arrive dans l'épipleon. La forme des mailles des réseaux capillaires varie d'après la structure des organes dans lesquels ils sont placés. Elle est assez caractéristique pour que, à sa seule inspection, on puisse reconnaître l'organe auquel un réseau donné appartient.

La plupart des réseaux admirables capillaires se développent, d'après CH. SEDGWICK MINOT, suivant un mode particulier un peu différent de celui qui préside à la formation des capillaires ordinaires. Tandis que ces derniers sont formés simplement par des germes vasculaires disposés en cordon entre une artère et une veine et qui se ramifient par la prolifération de pointes d'accroissement, nombre de réseaux admirables capillaires se forment autrement. Ils prennent naissance par la pénétration réciproque du tissu d'un organe et d'un vaisseau situé auprès de ce dernier. Il s'agit le plus souvent de réseaux admirables veineux. Le rein primitif, par exemple, est placé tout d'abord au voisinage de la cardinale postérieure qui a d'emblée une largeur assez grande. Les tubes du rein prolifèrent vers la veine, dans la lumière de laquelle ils proéminent bientôt tout en restant séparés du sang par la paroi endothéliale du vaisseau qu'ils ont repoussée devant eux. D'autre part les portions du vaisseau comprises entre les travées de l'organe se développent et viennent à la rencontre les unes des autres, puis s'unissent entre elles et forment ainsi, dans l'intérieur de l'organe, un réseau vasculaire spongieux qui se moule exactement sur les tubes ou sur les travées formées par l'organe et dont il remplit exactement tous les intervalles. Les éléments de ce réseau vasculaire spongieux, à cause même de l'irrégularité des intervalles qu'ils occupent, ne sont naturellement pas réguliers. Ce ne sont pas des tubes cylindriques, d'un diamètre toujours le même, mais des cavités compliquées en forme de fentes, de prismes ou de carrefours, et SEDGWICK MINOT leur a donné pour cela le nom de *sinusoïdes*. Les sinusoides sont très répandus dans l'organisme des Vertébrés inférieurs : ils forment le système porte du pronéphros, ils constituent aussi le système porte hépatique de la plupart des Vertébrés inférieurs et des embryons de Mammifères. Mais chez ces derniers, en même temps que le foie se constitue en lobules hépatiques, les capillaires du système porte deviennent plus réguliers et sont formés dans l'intérieur des lobules par des vaisseaux bien calibrés qui n'ont plus rien des sinusoides.

Les capillaires et les sinusoides représentent l'élément primitif du système vasculaire et ce dernier est tout entier constitué au début par des vaisseaux

ayant la même structure qu'eux. Mais plus tard la structure capillaire est réservée aux vaisseaux chargés de présider aux échanges dans les organes, tandis que les vaisseaux afférents et efférents des réseaux capillaires prennent une structure particulière et deviennent les artères et les veines.

b) Artères.

Les artères sont définies par leur structure et non par la nature du sang qu'elles transportent. Ainsi les artères conduisent en général le sang rouge dit artériel, mais elles peuvent aussi contenir du sang noir comme l'artère branchiale des Poissons et l'artère pulmonaire des autres Vertébrés.

Les artères possèdent trois tuniques, placées toutes en dehors de l'endothélium qui limite leur lumière. Ces tuniques sont : 1^o la tunique interne (*intima*), formée de couches minces de cellules connectives; 2^o la tunique moyenne ou *musculaire* formée de fibres lisses disposées en anneaux contigus et de fibres élastiques; 3^o la tunique externe ou *adventice* formée de tissu connectif. Les grosses artères renferment dans leur tunique moyenne une quantité considérable de fibres élastiques; dans les petites artères, les tuniques diminuent d'épaisseur et notamment l'intima et l'adventice. La tunique moyenne se poursuit jusque sur les ramifications les plus éloignées du système artériel où elle forme une couche unique de fibres lisses circulaires entourant immédiatement l'endothélium. Ces ramifications ultimes des artères ont parfois un diamètre plus petit que celui de certains capillaires. Elles se continuent directement et sans changer de diamètre dans les capillaires qui s'en distinguent par l'absence totale de revêtement musculaire.

Les artères se branchent les unes sur les autres suivant des angles très divers, mais d'une manière générale l'angle sous lequel une artère se détache d'un tronc plus volumineux est d'autant plus aigu que cette artère est plus volumineuse; seules les artères d'un petit calibre se détachent de l'aorte à angle droit.

Il existe chez certains animaux à l'embouchure des artères dans l'aorte ou bien aux points de division des différentes branches du système artériel des formations singulières, les *valvules artérielles*. Ces valvules font saillie dans la lumière du tronc le plus volumineux, comme si la branche qui naît de ce dernier se prolongeait dans sa lumière par un bec effilé. Ces valvules dont la présence paraît plutôt défavorable à la circulation artérielle ont d'abord été signalées par JULIN chez l'Ammocète, puis elles ont été bien décrites par LAGUESSE chez certains Téléostéens (Labre et Crénilabre). Je les ai observées ensuite chez la Lamproie, chez un Squale et dans la Rainette et elles ont aussi été rencontrées ailleurs. Leur formation est peut-être due à un mode particulier de végétation du système artériel donnant lieu à ce que RANVIER a appelé les branches vasculaires coniques.

c) Veines.

Les veines se distinguent des artères par la structure de leurs parois. De même que certaines artères contiennent du sang veineux, certaines veines peuvent contenir du sang artériel, telles sont les veines pulmonaires des Ver-

tébrés supérieurs. Les veines branchiales n'ont rien de commun avec des veines vraies, et sont de véritables artères.

La paroi des veines se distingue de celle des artères en ce qu'elle est beaucoup plus mince, beaucoup plus déformable et que, par suite, ces vaisseaux ne restent pas béants lorsqu'ils sont vides comme le font les artères. En dehors de l'endothélium, la paroi des veines ne comprend que deux tuniques, l'intima et une tunique externe musculo-conjonctive, formée par un mélange inextricable de fibres musculaires lisses et de tissu conjonctif. Les fibres lisses peuvent même manquer par places et la veine est réduite à une mince lame conjonctive tapissée en dedans par un endothélium.

Les veines prennent leur origine dans les réseaux capillaires. Elles débutent par de gros capillaires qui font suite çà et là au réseau général plus fin. Ces gros capillaires se réunissent ensuite deux à deux, trois à trois, etc., pour former de petits troncs veineux présentant bientôt une tunique musculo-conjonctive, d'abord très mince et ne comprenant que des fibres musculaires éparses, non distribuées en une tunique continue. La présence de ces gros capillaires à l'origine du réseau veineux détermine un appel du sang contenu dans le réseau capillaire et favorise sa marche.

Les veines s'anastomosent fréquemment entre elles et ne forment guère de troncs isolés qu'au niveau de l'abdomen ou de la racine des membres. Elles présentent sur leur parcours des valvules que l'on peut distinguer en deux groupes; les valvules *ostiales* placées à l'embouchure des troncs les uns dans les autres, et les valvules *pariétales* disposées le long de leur cours.

Les valvules ostiales sont formées par les bords de l'embouchure des veines latérales proéminant dans le tronc principal, de telle manière que s'il se fait un reflux du sang dans ce dernier ces bords sont appliqués l'un contre l'autre et ferment l'entrée de la veine latérale dans laquelle le reflux ne peut se propager. Les valvules ostiales sont très répandues elles se rencontrent même à la terminaison des grosses veines chez des animaux dont le système veineux n'en possède pas d'autres. On les trouve par exemple chez les Poissons à l'embouchure de la plupart des veines qui s'ouvrent dans les canaux de Cuvier.

Les valvules pariétales sont beaucoup plus rares, puisqu'elles manquent tout à fait aux Vertébrés inférieurs et ne se développent guère que dans les Mammifères. Ces valvules, en nid de pigeon, sont placées sur le trajet des veines, leur concavité étant tournée vers le cœur; aussi le sang qui a franchi une valvule ne peut plus revenir en arrière, car dans ce mouvement il la développe et elle obture plus ou moins complètement la lumière du vaisseau. Les valvules pariétales n'apparaissent que dans les veines ayant au moins un millimètre de diamètre, elles sont développées principalement dans les vaisseaux des membres où elles peuvent être assez rapprochées (jusqu'à trois et même deux centimètres); elles sont beaucoup plus rares dans les grosses veines du tronc (iliaques) et elles manquent tout à fait dans les veines du cou et de la tête, la veine porte, les veines rénales, utérines, etc. D'une manière générale on peut dire que chez les Mammifères les veines contenues dans le tronc et sur lesquelles peut s'exercer plus ou moins directement l'aspiration thoracique manquent de valvules.

Sphincters vasculaires. — On a rencontré sur les vaisseaux de quelques Sélaginiens des organes singuliers en forme d'anneaux ou, comme le disait LEYDIG qui les a découverts, en forme de turbans. Ces anneaux sont constitués par des

fibres musculaires lisses, enroulées en spirale dans l'épaisseur de chacun d'eux et ils sont placés sur le trajet de certains vaisseaux qu'ils embrassent étroitement en formant autour d'eux comme un sphincter. Ces sphincters se rencontrent le plus souvent autour des vaisseaux du tube digestif et des mésentères de *Raja clavata*. Ils existent surtout sur les petites veines, mais on les rencontre aussi sur des artères et quelques-uns peuvent être disposés à la fois

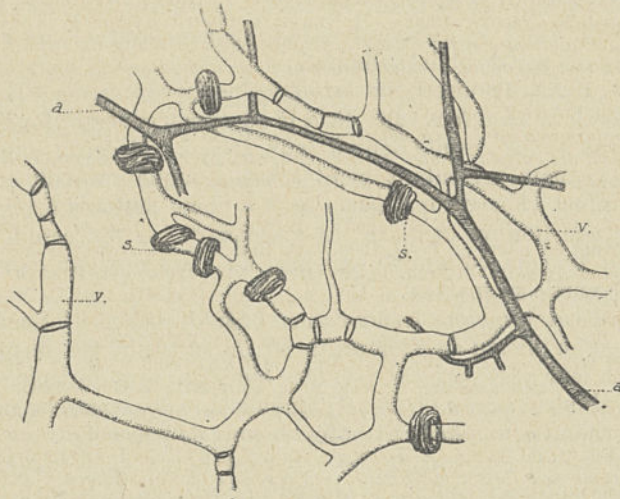


FIG. 255. — Les sphincters vasculaires, sur les vaisseaux de la nageoire de *Raja clavata*, d'après P. MAYER.

a., artère; — v., veine; — s., sphincter.

autour d'une artère et d'une veine qui les traversent côte à côte (P. MAYER). Ces sphincters diminuent par leur contraction le calibre des vaisseaux sur lesquels ils sont placés et arrivent même à arrêter les globules du sang de telle sorte qu'en avant du sphincter le vaisseau ne renferme plus que du plasma incolore. Leur rôle est encore énigmatique, SAPPEY les avait considérés à tort comme des cœurs lymphatiques avec lesquels ils n'ont rien de commun.

BIBLIOGRAPHIE

- MÜLLER, JOH. *Vergleichende Anat. d. Myxinoïden*, 1835-41. — A. SABATIER. *Études sur le cœur dans la série des Vertébrés*, Paris et Montpellier, 1873. — T.-J. PARKER. *On the Blood Vessels of Mustelus antarcticus*, etc. *Philosoph. Transact. of the Roy. Soc.*, Vol. CLXXVII, 1886. — USKOW. *Die Blutgefäßkeime und deren Entwickel.*, etc. *Mém. de l'Acad. imp. des Sc. de St-Petersbourg*, Sér. 7, T. XXXV, 1887. — E.-V. BOAS. *Ueber d. Arterienbogen bei Wirbeltiere*. *Morphol. Jahrb.*, Bd XIII, 1887. — P. MAYER. *Ueber die Eigenthümlichkeiten in d. Kreislaufsorg. d. Selachier*. *Mitt. aus d. Zoolog. Station zu Neapel*, Bd VIII, 1888. — ANT. DOHRN. *Studien zur Urgeschichte d. Wirbeltiere*. *Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel*, Bd V, 1884, Bd VI, 1886, Bd IX, 1890. — C. RÖSE. *Beitr. zur Vergleich. Anatomie d. Herzens d. Wirbeltiere*. *Morphol. Jahrbuch*, Bd XVI, 1890. — L. VIALLETON. *Développement des aortes chez l'embryon du Poulet*. *Journal de l'Anatomie*, T. XXVIII, 1892. — LE MÊME. *Sur l'origine des germes vasculaires*, etc. *Anat. Anzeig.*, Bd VII, 1892. — FR. HOUSSAY. *Dévelop. et morphol. du parablaste et de l'app. circulatoire*. *Arch. Zool. expériment.*, Sér. 3, T. I, 1893. — ETERNOD. *Premiers stades de la circulation sanguine dan*

l'œuf et l'embryon humain. Anat. Anzeig., Bd XV, 1898. — A. BRACHET. *Recherches sur le développement du cœur, etc., chez les Amphibiens Urodèles.* Arch. d'Anat. micros., T. II, 1898. — F. HOCHSTETTER. *Ueber die Arterien d. Darmkanals d. Saurier.* Morphol. Jahrb., Bd XXVI, 1898. — E. BETHGE. *D. Blutgefäßssystem von Salamandra maculata, etc.* Zeitsch. f. Wissensch. Zoolog., Bd LXIII, 1898. — VAN DER STRICHT. *L'origine des premières cellules sang. et des premiers vaisseaux sang. dans l'aire vasc. d. Chauve-Souris.* Bullet. Acad. Roy. médec. de Belgique, S. 4, T. XIII, 1899. — H.-L. BRUNER. *On the Heart of lungless Salamanders.* Journ. of Morphol., Vol. XVI, 1900. — CH. MINOT, SEDGWICK. *On a hitherto unrecognized Form of Blood circulation, etc.,* Proceed. Boston Soc. Natur. History, Vol. XXIX, 1900. — H. HOYER. *Zur Morphol. des Fischenherzens.* Bullet. Acad. Sc. Cracovie, 1900. — H. NEUVILLE. *Contrib. à l'étude de la vascularisation intestinale chez les Cyclostomes et les Sélaciens.* Thèses Sciences (Université), Paris, 1901. — C.-M. JACKSON. *An Investig. on the vascular System of Bdellostoma Dombeyi.* Journ. of Cincinnati Soc. Nat. History, T. XX, 1901. — F. HOCHSTETTER. *Die Entwick. des Blutgefäßsystems in* Handb. verg. u. exp. Entwick.-Lehre, O. Hertwig's, Bd III, T. II, 1901-1903. — J. TANDLER. *Zur vergl. Anat. d. Kopfarterien bei d. Mammalia.* Anat. Hefte, Bd XVIII, 1902. — B. DE VRIESE. *Recherches sur l'évol. des vaisseaux sang. des membres, etc.* Arch. de Biologie, T. XVIII, 1902. — R.-S. BERGH. *Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblich. Bestand. d. Blutgefäßsystems.* Anat. Anz., Bd XX, 1902. — A. GREIL. *Beitr. zur vergl. Anat. und Entwick. der Herzens, etc.* Morphol. Jahrb., Bd XXXI, 1903. — L. VIALLETON. *Etude sur le cœur des Lamproies, etc.* Arch. Anatom. microsc., T. VI, 1903. — A. BRACHET. *Recherches sur l'orig. de l'appareil vasc. sang. chez les Amphibiens.* Arch. de Biologie, T. XIX, 1903. — A. BRANCHI. *Morphologie delle arterie coronarie cordis.* Arch. ital. di Anat. e di Embr., Vol. III, 1904. — MÜLLER, ERIK. *Beiträge zur Morph. d. Gefäßsystems.* Anatom. Hefte, Bd XXII, 1903 et Bd XXVII, 1904. — FRED.-T. LEWIS. *The question of Sinusoids.* Anat. Anz., Bd XXV, 1904. — D. CARAZZI. *Sul sistema arterioso di Selaché maxima, etc.* Anat. Anz., Bd XXVI, 1905. — B. DE VRIESE. *Recherches sur la morph. de l'artère basilare.* Dissert. inaug. Université de Gand, 1905. — FRED.-T. LEWIS. *The develop. of the Veins in the Limbs of Rabbit Embryos.* Americ. Journ. of Anat., Vol. V, 1905. — RÜCKERT und MOLLIER. *Die Entstehung d. Gefäße und d. Blutes bei Wirbeltieren in* Handb. d. verg. und exp. Entwick.-Lehre, O. Hertwig's, Bd I, T. I, 1906. — IVAR. BROMAN. *Ueber die Entwickel. Wanderung und Variation d. Bauchaaortenzweige b. d. Wirbeltieren.* Ergebn. d. Anat. und Entwickel., Bd XVI, 1906. — A. GREIL. *Entwickel. d. Kopfes und d. Blutgefäß. von Ceratodus Forsteri, in* Semon Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd I, Lief. 6. 1908.

SECTION II. — SYSTÈME LYMPHATIQUE

Le système lymphatique est formé par un ensemble de vaisseaux qui recueillent le plasma sanguin diffusé et le rassemblent sous la forme d'un liquide incolore, la lymphe, qu'ils versent dans le système veineux. Les vaisseaux lymphatiques prennent naissance par des réseaux étalés dans les surfaces où les échanges sont actifs, peau, muqueuse digestive, ou bien au sein des organes. Ils se rassemblent ensuite en des vaisseaux aboutissant tous à un petit nombre de troncs qui se jettent dans le système veineux.

La délicatesse des vaisseaux lymphatiques et le peu de résistance de leurs parois font qu'ils échappent facilement à l'observation et à la recherche. Les injections mercurielles, seules employées par les anciens auteurs, ne valent absolument rien pour l'étude des parties délicates du système lymphatique, et ont donné lieu à des erreurs grossières; d'autre part, les injections à la gélatine colorée pratiquées suivant les méthodes histologiques peuvent développer dans l'organisme des cavités qui n'ont rien de commun avec le système lymphatique; on est donc encore très mal renseigné sur la fine anatomie de ce système, surtout chez les Vertébrés inférieurs. Mais si l'on met à part les Poissons, on est assez bien fixé sur les grandes lignes de la constitution du système lymphatique chez les différents Vertébrés, ce sont celles que nous indiquerons ici.

ARTICLE I. — DISPOSITION DU SYSTÈME LYMPHATIQUE
DANS LES PRINCIPAUX GROUPES.

1. — Poissons.

Le système lymphatique des Poissons demande encore de nombreuses recherches; à cause de cela, celui des Téléostéens et celui des Sélaciens peuvent seuls être mentionnés ici.

Téléostéens. — On a décrit chez les Téléostéens des lymphatiques cutanés, des lymphatiques profonds situés autour de la colonne vertébrale et des lymphatiques viscéraux.

Les lymphatiques cutanés sont représentés par des réseaux qui siègent à la face profonde de la peau ou dans l'épaisseur des nageoires et par des troncs efférents au nombre de quatre : un médian dorsal, un médian ventral et deux latéraux. Le tronc médian dorsal s'étend de la nageoire caudale jusqu'en avant de la première nageoire dorsale, au niveau de laquelle il s'enfonce dans l'épaisseur du corps pour gagner les vaisseaux profonds. Autour de chaque nageoire dorsale ce tronc se dédouble et entoure la base de la nageoire en formant un ovale allongé. Le tronc ventral s'étend de l'orifice anal à la ceinture pectorale. Un peu avant d'arriver à cette dernière, il se bifurque et chacune de ses moitiés va se jeter dans un grand sinus qui accompagne la ceinture (sinus pectoral). Le tronc latéral suit le milieu des flancs et s'étend de la racine de la queue jusque dans le sinus pectoral où il s'ouvre. Les grands troncs cutanés sont réunis entre eux par des vaisseaux qui suivent les inscriptions tendineuses et entre lesquels s'étendent les réseaux sous-cutanés d'origine. Il est très probable que ces prétendus lymphatiques cutanés ne sont que des veines, car leur distribution est identique à celle des veines cutanées décrite à la page 484.

Les lymphatiques profonds comprennent 1° un ou deux troncs placés le long de la colonne vertébrale, 2° un tronc qui suit le canal rachidien, 3° des lymphatiques viscéraux et 4° des sinus qui reçoivent à la fois les lymphatiques profonds et les lymphatiques superficiels. Les vaisseaux qui accompagnent la colonne vertébrale sont d'habitude au nombre de deux, placés à la face ventrale de la colonne, de chaque côté de l'aorte et se dirigent en avant (*vaso-lymphes sous-vertébraux*, JOURDAIN). Ils sont parfois réunis en un tronc unique renflé en sinus, le *sinus abdominal*. Chacun d'eux émet latéralement des branches transversales qui se placent sous le péritoine et forment des arcades successives. Au niveau des diverticules pyloriques, une de ces arcades placées du côté droit présente un développement plus considérable, et devient le tronc lymphatique collecteur des vaisseaux de l'estomac, de l'intestin et du foie (*tronc viscéral*). En avant, les deux *vaso-lymphes sous-vertébraux* s'unissent par un canal transversal et se jettent dans les sinus profonds, de même que le tronc qui suit le canal rachidien. Ces sinus sont très développés chez les Téléostéens et très variables dans leurs différents groupes. Outre les sinus de la ceinture pectorale il en existe d'autres placés au voisinage du cœur (*sinus péricardiaux*, ALLEN). Les sinus péricardiaux reçoivent la lymphe du sinus pectoral et celle de sinus péri-craniens, parfois très volumineux, qui recueillent les lymphatiques de la moitié dorsale de l'appareil branchial. La

lymphe venue de tous ces sinus est finalement conduite dans le tronc de la veine jugulaire.

Il existe chez certains Poissons (Anguille) des organes pulsatiles situés dans la queue et qui ont été considérés comme des cœurs lymphatiques. Ces cœurs sont placés le long de la colonne vertébrale, près de la racine de la queue. Ils reçoivent la lymphe du grand tronc cutané latéral qui s'ouvre dans leur cavité et d'un tronc plus petit formé par les réseaux de la nageoire caudale. Ils se déversent dans une petite veine placée à leur extrémité craniale et qui se jette dans la veine caudale. Les deux cœurs lymphatiques sont réunis entre eux par un petit canal transversal. Les vaso-lymphes sous-vertébraux de JOURDAIN répondent peut-être à deux veines parallèles à l'aorte qui ont été signalées chez quelques Poissons, les veines juxta-aortiques (GRYNFELT). Ces veines réunissent le sang du toit de la cavité abdominale et viennent se jeter dans les veines cardinales près de leur extrémité proximale.

Sélaciens. — Les anciens auteurs décrivaient chez les Sélaciens des lymphatiques cutanés, mais CH. ROBIN a montré que ces vaisseaux étaient des veines.

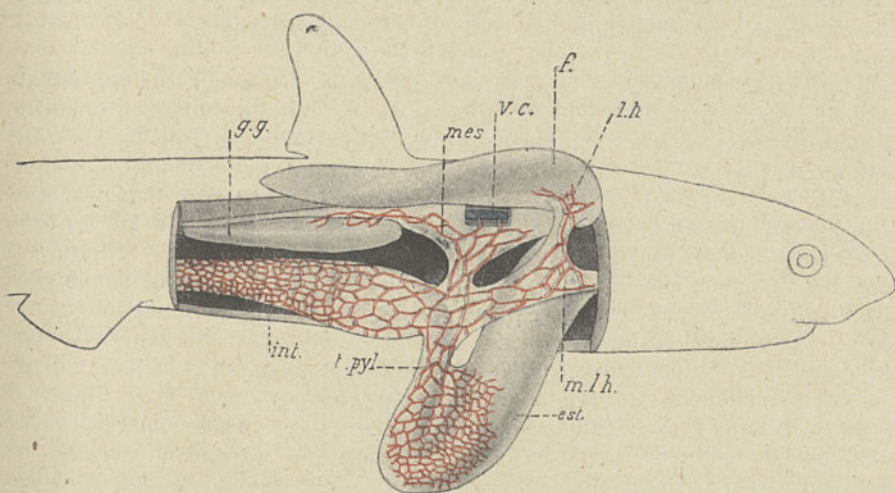


Fig. — 256. Système lymphatique d'un *Squalo* (schématique).

est., estomac; — f., foie; — g. g., glande génitale; — int., intestin; — l. h., lymphatiques hépatiques; — més., mésentère; — m. l. h., mésentère renfermant les lymphatiques du foie; — t. pyl., tube pylorique; — v. c., veine cardinale.

Ils ont été étudiés avec le système veineux. Pour CH. ROBIN, le système lymphatique est réduit chez les Torpilles aux chylifères, aux lymphatiques du péritoine tapissant les organes génito-urinaires et à ceux du péricarde. Les seuls organes pourvus de lymphatiques chez ces animaux sont en effet : « 1° le tube digestif depuis la fin de l'œsophage jusqu'à l'anus; 2° le pancréas et son conduit, mais pas la rate; 3° les conduits hépatiques (vésicule biliaire et canal cholédoque); 4° l'oviducte, les canaux déférents, le cloaque, mais pas l'ovaire, ni le testicule; 5° le péritoine en avant du rein, mais pas le rein; 6° le cœur et la portion intra-péricardique de l'artère branchiale; 7° la surface des sinus veineux sus-hépatiques, de la veine cave et de ses sinus, de la veine porte et des artères

correspondantes. » Tous ces lymphatiques se jettent dans deux réservoirs triangulaires placés dans le mésentère gastrique au-devant des veines caves (cardinales) et qui s'abouchent finalement dans la dilatation que les veines caves présentent avant leur arrivée dans le sinus de Monro. L'abouchement est du reste variable suivant les espèces et même suivant les individus.

L'existence des lymphatiques viscéraux chez les Sélaciens a été mise en doute par P. MAYER, mais j'ai retrouvé chez la Torpille (1902), la plupart des vaisseaux lymphatiques indiqués par CH. ROBIN, et les ayant injectés simultanément avec le système vasculaire, je ne puis conserver de doute sur leur existence.

2. — Amphibiens.

On prendra comme type les Anoures dont le système lymphatique est mieux connu. Le système lymphatique de la Grenouille comprend trois parties distinctes qui sont : 1° les réseaux capillaires d'origine; 2° de grandes lacunes lymphatiques, superficielles (sacs sous-cutanés) ou profondes (citermes interviscérales ou prévertébrales); 3° les cœurs lymphatiques.

Capillaires d'origine. — Les capillaires d'origine, dans la peau, consistent en des réseaux à mailles irrégulières formés de capillaires larges, pourvus çà et là de petites pointes latérales ou de culs-de-sac clos, et placés plus profondément que les réseaux capillaires sanguins. Ces réseaux d'origine existent dans la peau, dans les paupières, dans la nictitante, dans la muqueuse palatine et aussi dans différents organes, tels que l'oviducte, les testicules, le poumon, l'intestin où ils revêtent une forme un peu particulière. En effet, dans le tube digestif la muqueuse intestinale se soulève en des plis longitudinaux très peu marqués qui s'étendent sur toute sa longueur, depuis l'œsophage jusqu'au rectum, chacun de ces plis est occupé par un large capillaire lymphatique, qui résulte vraisemblablement de la fusion dans le sens longitudinal d'une série de capillaires (RANVIER).

Les capillaires lymphatiques des réseaux cutanés se continuent par des vaisseaux plus volumineux, mais de même structure, qui traversent perpendiculairement la peau et viennent s'ouvrir dans les vastes sacs sous-cutanés. Ceux de l'intestin se réunissent en un réseau placé sous la tunique muqueuse, qui se déverse dans un espace lymphatique triangulaire situé à l'insertion du mésentère sur l'intestin. Les arcades anastomotiques des artères et des veines mésentériques sont logées dans cet espace lymphatique triangulaire qui est cloisonné par une série de petites brides ou de lamelles recouvertes d'endothélium, restes très réduits des parois de nombreux lymphatiques qui se sont confondus pour le former. A partir de ce point les lymphatiques se continuent sous la forme de gaines périvasculaires qui entourent les vaisseaux mésentériques et les suivent jusque sur l'aorte, point où elles se jettent elles-mêmes dans une vaste lacune lymphatique placée au-devant de la colonne vertébrale et derrière le péritoine, la grande citerne rétro-péritonéale.

Sacs et citermes lymphatiques. — Les sacs lymphatiques sous-cutanés sont de vastes espaces situés entre les muscles du tronc et des membres et la face profonde de la peau, qui, à leur niveau est libre et n'adhère pas au plan sous-ja-

cent. Ces sacs sont tapissés par un endothélium continu qui en fait des cavités parfaitement limitées, bien que communiquant entre elles. Ils sont séparés les uns des autres par des lames aponévrotiques qui servent d'insertion à la peau, mais ces lames sont toujours, en quelques points de leur trajet, percées d'orifices qui permettent de passer aisément d'un sac sous-cutané dans l'autre. Il existe chez la Grenouille : 1° un grand *sac dorsal*, qui s'étend de la pointe du museau jusqu'à l'extrémité du coccyx et qui est limité latéralement par des cloisons passant un peu en dessus du bord dorsal des flancs; 2° deux *sacs latéraux*, compris entre les pattes antérieures et postérieures; 3° des sacs ventraux, subdivisés d'avant en arrière, en *sous-maxillaire*, *thoracique* et *ventral* proprement dit. Il existe encore divers sacs le long des membres, mais tous ces espaces communiquent entre eux, et une injection poussée dans un sac sous-cutané de la jambe remplit non seulement tous les sacs sous-cutanés des membres et du tronc, mais encore les citernes profondes. Ces dernières sont : 1° la *grande citerne rétro-péritonéale* ou encore prévertébrale, qui est située au-devant de la colonne vertébrale et s'étend : en arrière jusqu'autour du cloaque, en avant jusque vers l'extrémité antérieure du thorax où elle se confond plus ou moins avec la grande citerne péri-œsophagienne; 2° la *grande citerne péri-œsophagienne*. Cette dernière est constituée par un sac qui entoure l'œsophage et qui continue en avant dans l'espace lymphatique rétro-lingual.

La grande citerne rétro-péritonéale reçoit les lymphatiques de l'intestin qui lui sont amenés par les gaines vasculaires mésentériques. Elle reçoit en outre les capillaires lymphatiques des organes placés dans son voisinage, tels que les oviductes. Elle communique aussi en arrière, par des gaines lymphatiques qui accompagnent les artères iliaques, avec le sac iliaque sous-cutané dans lequel est plongé le cœur lymphatique postérieur.

Le sac péri-œsophagien reçoit les lymphatiques de l'estomac. Il communique avec les espaces lymphatiques qui entourent le cœur lymphatique antérieur.

Cœurs lymphatiques. — Les cœurs lymphatiques, découverts simultanément par J. MÜLLER et par PANIZZA, sont de petits organes musculaires creux qui reçoivent la lymphe et la poussent dans le système veineux. Ils sont au nombre de deux paires, l'une postérieure, l'autre antérieure. Les cœurs postérieurs sont situés sur la face supérieure de la cuisse, au ras de l'attache du membre et immédiatement sous la peau, à travers laquelle on peut les voir battre. Les cœurs antérieurs sont situés plus profondément sous le bord interne de l'omoplate, en dessus des apophyses transverses de la troisième vertèbre.

Le cœur postérieur est situé dans la fosse ischiatique, où confluent, comme nous l'avons vu plus haut, la plupart des sacs sous-cutanés et la grande citerne rétro-péritonéale. Il a la forme d'un ovoïde et sa cavité est cloisonnée incomplètement par des replis musculaires. Par une de ses extrémités il s'ouvre dans la veine ischiatique qui présente à son embouchure dans le cœur deux petites valvules destinées à empêcher le reflux du sang au moment de la diastole. Au pôle opposé il existe de petites ouvertures (pores lymphatiques, RANVIER), qui sont l'aboutissant de fins canalicules lymphatiques creusés obliquement dans sa paroi musculaire et qui s'ouvrent d'autre part au dehors, dans l'espace lymphatique qui renferme le cœur. La paroi de ce dernier est composée de muscles striés de forme irrégulière, ramifiés. Le cœur est pourvu de cellules nerveuses propres et possède une riche irrigation sanguine; il est doué de mouvements très actifs et peut battre 60 à 80 fois par minute. Dans ce mouve-

ment, la lymphe qui remplit la cavité dans laquelle il est situé pénètre par les pores lymphatiques dans le cœur lui-même, d'où elle est chassée dans le système veineux.

Le cœur antérieur est appendu à une petite veine, branche de la jugulaire interne. Il joue donc, par rapport à cette dernière, le même rôle que le cœur postérieur par rapport à la veine ischiatique et conduit dans la jugulaire la lymphe des espaces antérieurs et probablement aussi, au moins en partie, celle de la citerne prévertébrale; mais ses connexions avec ces différents espaces lymphatiques sont moins bien établies que celles du cœur postérieur. Quoi qu'il en soit, le chemin de la lymphe est facile à indiquer, et on peut le résumer en disant que collectée dans les sacs sous-cutanés et dans les citernes, la lymphe aboutit dans le système veineux par quatre orifices garnis à leur extrémité de valvules destinées à empêcher le reflux du sang, et d'appareils propulseurs : les cœurs.

Chez les Urodèles, la grande citerne prévertébrale a une forme plus régulière que chez les Anoures, et son calibre est plus réduit.

WELIKY a signalé chez certains Urodèles la présence d'un nombre assez considérable de cœurs lymphatiques. Il en décrit chez *Salamandra* huit paires, placées sous la peau des flancs. Cette observation est intéressante parce qu'elle montre un cas où le système lymphatique, au lieu de converger seulement autour d'un petit nombre de points symétriques du système veineux, aboutirait à un plus grand nombre de points placés en série les uns derrière les autres et prendrait par conséquent une disposition métamérique.

D'après GREIL, il existe chez la larve de la Salamandre un puissant sinus lymphatique placé du côté dorsal de l'extrémité du tronc artériel, entre la paroi propre de ce dernier et une couche de muscles striés qui, partant du myocarde, enveloppe le tronc artériel. Ce sinus reçoit la lymphe de tout le corps par l'intermédiaire de deux gros troncs pairs, munis de valvules à leur embouchure, et la déverse par deux troncs dans les veines jugulaires inférieures. A cause de la présence de la couche musculaire striée qui se contracte à chaque systole, ce sinus lymphatique fonctionne comme un cœur, c'est le *cœur lymphatique central* de GREIL.

3. — Sauropsidés.

Le système lymphatique des Sauropsidés présente un trait commun, c'est la présence, au moins chez l'embryon, de cœurs lymphatiques postérieurs.

Reptiles. — Le système lymphatique des Reptiles est constitué par des canaux à parois minces, absolument dépourvus de valvules, qui naissent dans la peau ou dans les viscères et qui se collectent finalement dans des troncs très développés placés autour de l'aorte. Ces troncs péri-aortiques forment parfois en se fusionnant les uns avec les autres une gaine complète au milieu de laquelle est placée l'aorte (Tortues). Cette gaine est cloisonnée par une multitude de brides, traces évidentes de la confluence des vaisseaux qui l'ont formée.

Chez la Tortue cette gaine que l'on appelle aussi le *grand réservoir du chyle* reçoit les lymphatiques des viscères abdominaux, y compris ceux de l'intestin, puis, en avant, elle se bifurque et forme autour des crosses aortiques des gaines pareilles à celles de l'aorte et qui constituent deux *canaux thoraciques* pairs.

Ceux-ci reçoivent, dans leur partie antérieure, les lymphatiques du membre antérieur et ceux de la tête, collectés au niveau du cou dans des sacs très déve-

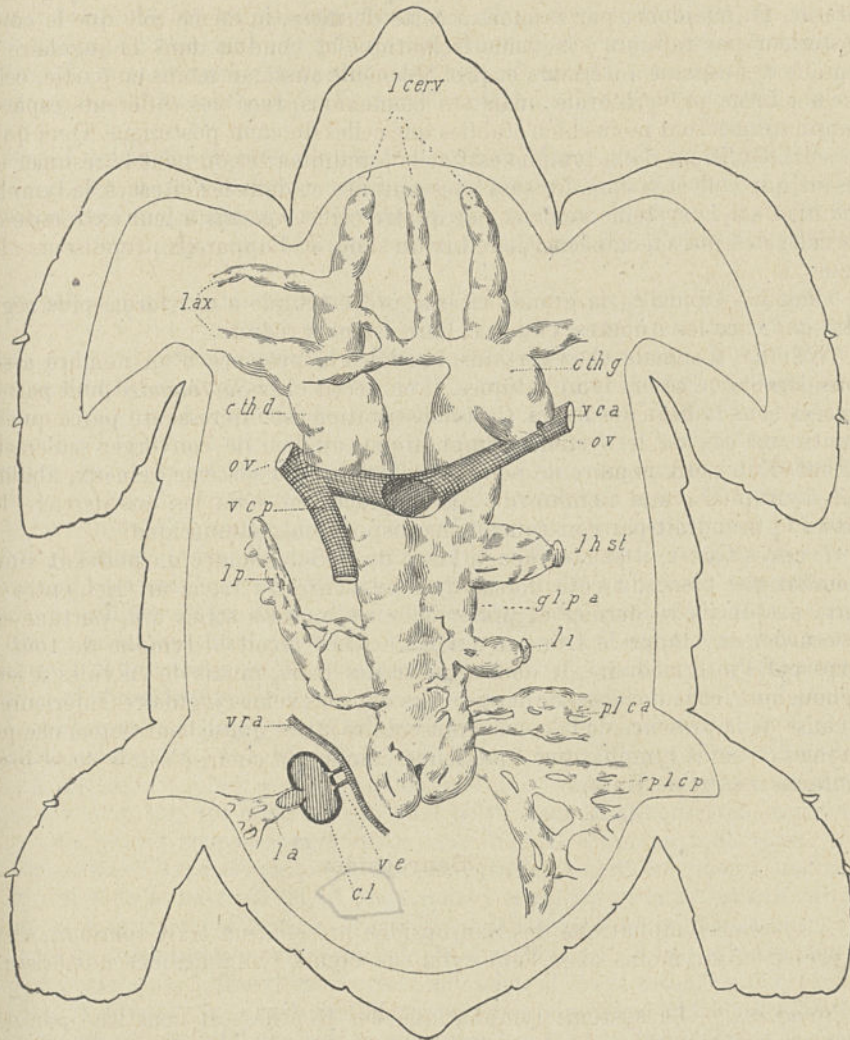


FIG. 257. — Voies lymphatiques centrales d'une Tortue marine, d'après PANIZZA, un peu modifié.

+ c. l., cœur lymphatique; — c. th. d. et c. th. g., canaux thoraciques droit et gauche; — g. l. p. a., gaine lymphatique péri-aortique; — l. a., lymphatiques afférents au cœur lymphatique; — l. ax., lymphatiques axillaires; — l. cerv., lymph. cervicaux; — l. h. st., lymphatiques hépatiques et stomacaux; — l. i., lymphatiques intestinaux; — l. p., lymph. pulmonaires; — o. v., orifices du système lymphatique dans le système veineux; — p. l. c. a., plexus crural antérieur; — p. l. c. p., plex. crural postérieur; — v. c. a., veine cave antérieure; — v. c. p., veine cave postérieure; — v. e., veines efférentes du cœur lymphatique; — v. r. a., veine rénale afférente.

loppés. Ces canaux thoraciques débouchent eux-mêmes par deux ou trois orifices dans les veines sous-clavières. Il n'y a donc point de cœur lymphatique

antérieur comme il y en avait chez les Anoures. On retrouve deux cœurs lymphatiques postérieurs placés au voisinage des vertèbres sacrées et qui reçoivent les lymphatiques de l'extrémité postérieure et de la paroi ventrale réunis en un fascicule assez volumineux. Les lymphatiques qui pénètrent dans le cœur sont munis à leur embouchure de valvules qui empêchent le reflux du sang à leur intérieur. Le cœur déverse son contenu par deux canaux efférents dans une branche de la veine rénale afférente. Il se contracte trois ou quatre fois par minute.

Les dispositions sont sensiblement les mêmes chez tous les Reptiles. Chez le Crocodile toutefois on ne trouve plus une gaine complète autour de l'aorte, mais bien un lacis très serré de larges vaisseaux lymphatiques. Les cœurs lymphatiques postérieurs existent chez tous les Reptiles.

Oiseaux. — Chez ces animaux les lymphatiques, petits et peu développés, forment des canaux à parois minces, dans lesquels on commence à voir quelques valvules. Les lymphatiques des membres postérieurs suivent les vaisseaux du membre; arrivés dans la cavité abdominale, ils s'anastomosent en réseau avec les lymphatiques du rein et des viscères placés dans le voisinage, puis de ce réseau partent quelques conduits qui se portent sur l'aorte et l'enlacent en formant un plexus péri-aortique dans lequel se jettent les chylières venus de l'intestin. Un peu en avant ce plexus péri-aortique se divise en deux rameaux pairs, placés l'un à droite et l'autre à gauche et qui s'écartent l'un de l'autre : ce sont les deux conduits thoraciques pairs. Chacun d'eux est formé, au moins par places, de deux branches parallèles juxtaposées et fréquemment anastomosées entre elles, décrivant un réseau allongé à mailles ovales. Ces deux canaux thoraciques reçoivent pendant leur trajet des vaisseaux venus de l'œsophage, du poumon et enfin les troncs axillaires ramenant la lymphe de l'aile. Ils viennent déboucher tous les deux à la partie inférieure de la veine jugulaire, après avoir reçu les troncs lymphatiques jugulaires ramenant la lymphe du cou. Le lymphatique jugulaire du côté droit se jette par un orifice propre dans la veine jugulaire du même côté, au-dessus de l'insertion du canal thoracique correspondant, mais il est relié à ce dernier par une anastomose.

Il existe chez quelques Oiseaux des cœurs lymphatiques postérieurs qui répondent à ceux des Reptiles. Ces cœurs ont été observés par STANNIUS chez certains Ratités et chez quelques Palmipèdes; ils existent aussi chez les embryons de Poulet, dans lesquels leur développement et leurs connexions ont été bien étudiés par L. SALA. Chez le Poulet ces cœurs s'atrophient et disparaissent peu de temps après la naissance. Les cœurs lymphatiques postérieurs du Poulet reçoivent la lymphe par l'intermédiaire d'un seul vaisseau lymphatique qui part d'un plexus placé autour des veines caudales et des veines rénales afférentes au point où ces veines s'unissent sur la ligne médiane et reçoivent la veine coccygéo-mésentérique. Ils versent cette lymphe dans trois petites veines coccygiennes qui se jettent dans les veines caudales. Le plexus d'où vient le lymphatique afférent du cœur reçoit aussi quelques rameaux des lymphatiques qui entourent les artères ombilicales. Il communique avec le plexus péri-aortique, aussi la lymphe qu'il renferme passe-t-elle en grande partie dans ce dernier, elle est même uniquement recueillie par lui après la disparition des cœurs lymphatiques.

On rencontre chez les Oiseaux des ganglions lymphatiques qui font chez eux leur première apparition; ces ganglions de structure très simple sont au

nombre de quatre : deux antérieurs placés chacun sur le trajet du lymphatique jugulaire, au voisinage de sa terminaison dans la veine jugulaire, deux posté-

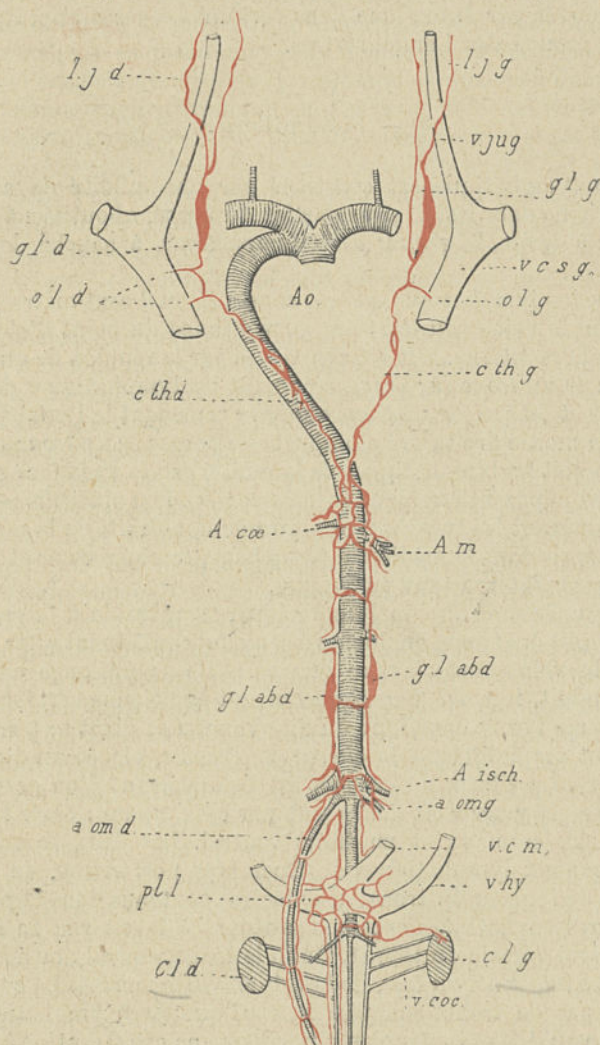


FIG. 258. — Système lymphatique d'un embryon avancé de Poulet (schéma combiné d'après divers auteurs).

A. cœ., artère cœliaque; — *A. isch.*, artère ischiatique; — *A. m.*, artère mésentérique; — *Ao.*, aorte; — *a. om. d.*, artère ombilicale droite; — *a. om. g.*, art. ombilicale gauche; — *C. l. d.*, cœur lymphatique droit; — *C. l. g.*, cœur lymphatique gauche; — *c. th. d.* et *c. th. g.*, canaux thoraciques droit et gauche; — *g. l. abd.*, ganglions lymphatiques abdominaux; — *g. l. d.* et *g. l. g.*, ganglions lymphatiques cervicaux droit et gauche; — *l. j. d.* et *l. j. g.*, lymphatiques jugulaires droit et gauche; — *o. l. d.* et *o. l. g.*, leurs orifices droit et gauche dans le système veineux; — *pl. l.*, plexus lymphatique communiquant avec les cœurs lymphatiques et avec les lymphatiques qui accompagnent les artères ombilicales. A gauche on a représenté seulement sa communication avec le cœur correspondant, à droite celle avec les lymphatiques péri-ombilicaux; — *v. c. m.*, v. coccygéo-mésentérique; — *v. coc.*, veine coccygienne; — *v. c. s. g.*, v. cave supérieure gauche; — *v. hy.*, v. hypogastrique; — *v. jug.*, veine jugulaire.

rieurs situés de chaque côté de l'aorte au voisinage du point où s'insère l'artère des membres postérieurs. Ils ne paraissent pas exister chez tous les Oiseaux et n'ont été trouvés par JOLLY que dans certaines espèces appartenant principalement au groupe des Lamellirostres.

4. — Mammifères.

Le système lymphatique est constitué par une infinité de canaux qui, prenant leur origine dans les diverses parties du corps, aboutissent finalement à deux troncs : à droite, la *grande veine lymphatique*, à gauche, le *canal thoracique*.

La grande veine lymphatique est très courte (1 ou 2 centimètres, Homme); elle se jette dans la veine sous-clavière au voisinage du point d'aboutissement de la veine jugulaire interne. Elle est constituée par la réunion de quatre troncs lymphatiques : 1° un *tronc jugulaire*, résumant les lymphatiques de la moitié droite de la tête et du cou; 2° un *tronc axillaire* ramenant la lymphe du bras et de la peau de la moitié droite pré-ombilicale du corps; 3° un *tronc mammaire*, très petit, qui reçoit les lymphatiques de la moitié droite de la face convexe du diaphragme et de la paroi thoracique antérieure; 4° un ou plusieurs petits troncs distincts qui ramènent les lymphatiques du poumon droit, de la moitié droite des organes compris dans le médiastin (œsophage, trachée, cœur et péricarde), et des trois espaces intercostaux supérieurs.

La portion supérieure du canal thoracique, comparable à la grande veine lymphatique, reçoit des troncs analogues à ceux qui constituent cette dernière et se jette dans la veine sous-clavière gauche. Elle se prolonge caudalement par un long conduit, le *canal thoracique* qui suit la colonne vertébrale le long de l'aorte, traverse l'orifice aortique du diaphragme et vient se terminer dans un élargissement ampulliforme, la *citerne de Pecquet*, placée au-devant de la colonne lombaire. La citerne de Pecquet est l'aboutissant d'un grand nombre de lymphatiques qui y arrivent finalement par cinq troncs : deux troncs caudaux, deux troncs craniaux et un tronc ventral. Les deux troncs caudaux reçoivent des canaux lymphatiques des membres postérieurs, de la portion post-ombilicale de la peau du tronc, des viscères contenus dans le petit bassin et des reins. Les lymphatiques craniaux amènent à la citerne de Pecquet la lymphe de la paroi dorsale du thorax. Enfin le tronc ventral amène la lymphe de l'estomac, des intestins, du foie, de la rate et du pancréas. Le canal thoracique ne reçoit pas de troncs collatéraux, sauf quelques lymphatiques intercostaux, de sorte qu'il se présente bien plus comme un canal destiné à faire communiquer le confluent des lymphatiques post-ombilicaux (citerne de Pecquet) avec le confluent des lymphatiques pré-ombilicaux (terminaison du canal thoracique) que comme un canal collecteur destiné à recueillir les lymphatiques de son voisinage immédiat. Cette disposition se rattache sans doute au mode de développement phylogénique de ce système (voy. plus loin). Le canal thoracique est souvent fendu sur une partie de son trajet en deux vaisseaux parallèles plus ou moins écartés l'un de l'autre et qui se réunissent par des anastomoses multiples, formant un plexus à mailles allongées. Il peut déboucher sur la sous-clavière gauche par plusieurs orifices; chez le Bœuf il est parfois double dans toute sa longueur, mais il n'est pas pour cela pair et la grande veine lymphatique droite existe toujours.

Chacun des troncs qui aboutissent aux confluent pré- et post-ombilical du système rencontre d'abord un premier ganglion au sortir duquel il se continue par deux ou trois canaux qui, marchant parallèlement les uns aux autres, vont se jeter dans de nouveaux ganglions, en dehors desquels ils sont continués par un nombre de vaisseaux encore plus considérable. En d'autres termes, les vaisseaux lymphatiques, nés à la périphérie sous la forme de canaux déliés, se réunissent par groupes dans des ganglions qui interrompent leur trajet, puis se continuent vers le centre par des troncs moins nombreux et se concentrent ainsi graduellement à travers les étapes ganglionnaires qu'ils traversent jusqu'à former un seul des troncs (tronc jugulaire, axillaire, etc.) dont nous avons déjà parlé.

Il y a des lymphatiques cutanés, des lymphatiques profonds, des lymphatiques viscéraux.

Les lymphatiques cutanés de chaque moitié du corps convergent tous vers trois groupes ganglionnaires placés symétriquement de chaque côté de l'axe du corps. Un premier groupe (groupe cervical) reçoit les lymphatiques de la peau de la tête et du cou. Un second groupe (groupe axillaire) reçoit tous ceux de la peau du membre antérieur et de la moitié pré-ombilicale du tronc. Tous ces vaisseaux, pour arriver à leur groupe ganglionnaire, décrivent des courbes et forment ensemble un tourbillon élégant qui a pour centre le creux de l'aisselle, à partir duquel ils se répandent dans toutes les directions. Le troisième groupe (groupe inguinal) est, comme le précédent, le centre d'un tourbillon de vaisseaux. Tous les vaisseaux cutanés aboutissent donc à trois points de chaque côté, et ils contrastent par cette distribution très spéciale avec les vaisseaux sanguins du tronc dont les branches d'origine offrent une disposition segmentaire.

Les lymphatiques profonds suivent les vaisseaux de l'axe des membres et viennent se jeter dans les ganglions les plus internes des trois groupes sus-indiqués. Là, ils forment avec les vaisseaux issus des ganglions superficiels les plexus lymphatiques qui accompagnent les gros vaisseaux (iliaque, axillaire) et se dirigent vers les centres de confluence du système lymphatique, à savoir : la citerne de Pecquet, puis la partie supérieure du canal thoracique et la grande veine lymphatique.

Les lymphatiques viscéraux ont une disposition différente, suivant les organes auxquels ils appartiennent, ceux de l'intestin qui aboutissent dans le tronc ventral de la citerne et transportent pendant la digestion, non plus de la lymphe vraie, mais un liquide blanc laiteux : le chyle, et forment les vaisseaux chylifères.

Ganglions lymphatiques. — Les ganglions lymphatiques ne sont pas répandus uniformément dans toutes les parties du corps. Ils manquent, en effet, au pied et à la main, dans le dos et à l'intérieur de la boîte crânienne. Ils commencent à apparaître au niveau du pli du coude ou du pli du genou, bien qu'il y en ait un au-dessous de ce dernier, à la partie inférieure du ligament interosseux chez l'Homme. On en rencontre ensuite au pli de l'aîne et au creux de l'aisselle, puis le long des gros vaisseaux (axillaires, iliaques, carotides primitives et jugulaires internes). Ils sont chez les Mammifères, excepté les Singes, moins nombreux, plus gros et plus ramassés que chez l'Homme. Dans le mésentère des Carnassiers, ils sont souvent réunis en une masse volumineuse appelée pancréas d'Aselli. Pour leur structure, voyez page 443.

ART. II. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX ET PHYLOGÉNÈSE
DU SYSTÈME LYMPHATIQUE.

Le système lymphatique est constitué par un ensemble de vaisseaux qui viennent s'ouvrir dans le système veineux en partant des surfaces interne et externe de l'animal ou de ses viscères. Il ne forme pas un cercle fermé de vaisseaux comme le système vasculaire sanguin, mais un arbre immense ramifié à l'infini, dont les branches se réunissent entre elles et se terminent toutes par des extrémités aveugles. Cet arbre est greffé sur le système veineux. La lymphe ne le parcourt donc qu'une fois et ne repasse jamais par les canaux qu'elle a déjà traversés. Les extrémités aveugles de l'arbre lymphatique forment ce que l'on appelle ses origines.

Les origines du système lymphatique consistent en un réseau de vaisseaux clos de toutes parts, et présentant çà et là, en manière d'appendices, des culs-de-sac plus ou moins développés qui forment pour ainsi dire ses branches initiales. Ces vaisseaux (capillaires lymphatiques) sont constitués par une simple tunique endothéliale dont les cellules sont généralement limitées par des bords sinueux (endothélium en feuille de chêne). Ces capillaires sont beaucoup plus volumineux que les capillaires sanguins. Chez les Mammifères ils sont en outre variqueux et moniliformes, ce qui permet de les distinguer aisément des capillaires sanguins du voisinage. Les réseaux d'origine sont situés dans le chorion de la muqueuse intestinale ou dans le derme cutané; on en trouve encore sous la membrane séreuse qui tapisse les organes contenus dans la cavité générale. Ils sont situés plus profondément que les réseaux capillaires sanguins, qui sont plus rapprochés de l'épithélium de surface.

Les réseaux cutanés, muqueux et séreux sont les principales sources du système lymphatique. D'autres lymphatiques très nombreux prennent naissance autour des artères sous la forme de gaines lymphatiques qui accompagnent les artères aussi bien dans leur terminaison au sein des organes que dans leur trajet à travers les membres, mais qui offrent un développement variable suivant les organes ou les régions.

On ne sait pas encore d'une manière certaine s'il existe des réseaux lymphatiques d'origine dans les muscles, toutefois il est plus probable que la lymphe musculaire est collectée directement dans les veines, dans les gaines des artères qui les traversent ou dans les lymphatiques voisins.

Aux réseaux capillaires d'origine succèdent les vaisseaux lymphatiques proprement dits qui présentent deux types distincts suivant qu'ils possèdent ou ne possèdent pas de valvules. Les lymphatiques sans valvules se rencontrent dans tous les Vertébrés autres que les Mammifères. Ce sont des vaisseaux parfois très développés (Reptiles), d'autres fois très grêles (Oiseaux), dont le calibre est assez irrégulier et qui ont une grande tendance à s'anastomoser en plexus ou à se fusionner latéralement entre eux en formant des troncs plus volumineux. De semblables vaisseaux, courts et grêles, forment chez les Mammifères la transition entre les capillaires lymphatiques et les lymphatiques valvulés.

Les lymphatiques valvulés des Mammifères sont des vaisseaux de petit calibre, les plus gros ne dépassent pas le diamètre d'une plume d'oie et la grande

majorité d'entre eux n'atteint pas deux millimètres dans leur plus grande distension. Ils sont formés d'une série de segments ovoïdes enfoncés les uns dans les autres de telle façon que le bout proximal d'un segment pénétrant dans le bout distal du segment suivant forme dans ce dernier des valvules qui empêchent le reflux de la lymphe. Chaque segment ainsi constitué a reçu de RANVIER le nom de segment intervalvulaire. Il a comme paroi l'endothélium interne et une couche formée de tissu connectif et de fibres musculaires lisses dont quelques-unes sont disposées obliquement, les autres en travers. La contraction de ces fibres peut effacer d'une manière totale la lumière du vaisseau, comme on peut le voir sur les lymphatiques viscéraux d'un animal dont on vient d'ouvrir l'abdomen : ces lymphatiques très visibles au début ne tardent pas à disparaître à cause de la contraction énergique produite par l'impression du froid. Contrairement aux veines, tous les lymphatiques sont valvulés, quelle que soit leur direction. La présence des valvules paraît liée à l'existence des ganglions lymphatiques. Ces derniers interrompent le cours des vaisseaux et constituent chez les Mammifères un obstacle à la progression de la lymphe (voy. p. 443).

Chez les Oiseaux où leur structure est beaucoup plus simple, les ganglions ne forment pas d'obstacle au cours de la lymphe et les lymphatiques qui y aboutissent sont dépourvus de valvules.

Certains auteurs ont étendu au delà des limites fixées ci-dessus les origines du système lymphatique, qu'ils faisaient remonter jusqu'aux espaces interstitiels du tissu conjonctif, dans lesquels les capillaires initiaux se seraient ouverts librement. Mais les injections au nitrate d'argent bien faites n'indiquent aucune ouverture dans les parois des capillaires et montrent au contraire qu'ils sont partout absolument clos. Il faut donc abandonner l'idée d'une communication directe entre les espaces interstitiels du tissu conjonctif ou les espaces interorganiques plus grands creusés au sein de ce tissu et les capillaires lymphatiques, les communications qui existent entre eux se font uniquement par osmose.

On a également rattaché au système lymphatique les cavités séreuses vraies dérivées du coelome et les espaces séreux qui entourent le système nerveux central (arachnoïde), mais il n'y a pas là non plus continuité directe entre ces deux sortes d'espaces et les lymphatiques, et le liquide que renferme ces cavités diffère de la lymphe en ce qu'il n'est pas spontanément coagulable.

On peut donc considérer le système lymphatique, ainsi que nous l'avons fait ici, comme un ensemble de vaisseaux qui se déversent dans les veines par deux ou plusieurs troncs principaux et dont les rameaux s'étendent à la périphérie où ils se terminent par des extrémités closes anastomosées entre elles en réseaux.

Les ganglions si étroitement unis aux vaisseaux lymphatiques chez les Mammifères ne forment pas une partie essentielle du système lymphatique, car ils manquent dans plusieurs classes de Vertébrés.

Le système lymphatique est apparu tout d'abord autour du tube digestif ; comme le montre sa disposition chez les Sélaciens, il forme à la surface de cet organe et des viscères voisins des réseaux débouchant tous par un ou plusieurs conduits dans la portion craniale des veines cardinales sur lesquelles ils ont pris naissance sans doute par bourgeonnement. Plus tard, en même temps que les fonctions de la peau devenaient plus actives, des lymphatiques cutanés se

sont formés et sont venus se joindre aux troncs principaux des précédents. De plus, en même temps que le membre postérieur prenait de l'importance, est apparu un second centre de formation des lymphatiques placé sur une des veines de la région, la veine ischiatique. Des liaisons directes se sont établies le long de l'aorte entre le groupe antérieur et le groupe postérieur des lymphatiques. Ces conduits d'union représentés déjà chez les Amphibiens par la grande citerne rétro-péritonéale dérivent peut-être d'une transformation des veines juxta-aortiques des Poissons (voy. p. 503).

Chez les Amphibiens les quatre centres d'origine des lymphatiques possèdent chacun un cœur lymphatique qui déverse la lymphe dans la veine sur laquelle il se greffe. Chez les Reptiles ces cœurs se réduisent à deux, les postérieurs, et leur rôle est déjà très réduit, car ils ne reçoivent qu'une partie très limitée des lymphatiques de la région dont le reste débouche directement dans les gaines péri-aortiques.

Chez les Oiseaux la réduction des cœurs lymphatiques postérieurs est encore plus grande puisque ces derniers disparaissent dans la plupart d'entre eux et ne sont, là où ils existent, qu'une voie accessoire de décharge pour une partie de la lymphe contenue dans un plexus qui communique déjà, lorsqu'ils fonctionnent encore, avec les plexus péri-aortiques racines des conduits thoraciques et qui se jette exclusivement dans ces derniers après la disparition des cœurs.

Chez les Mammifères le centre antérieur gauche du système lymphatique a entièrement capté les lymphatiques postérieurs dont il forme la seule voie de passage dans le système veineux. Les rapports entre le système lymphatique et le système veineux se concentrent ainsi au niveau des veines jugulaires. Les cœurs lymphatiques ont entièrement disparu, probablement comme l'a fait remarquer HÉGER, à la suite de l'établissement de l'aspiration thoracique.

Le développement du système lymphatique n'a guère été étudié que chez les Mammifères. FLORENCE SABIN qui l'a observé dans l'embryon de Porc a eu le mérite de montrer l'origine veineuse de ce système que tout faisait supposer, mais sa description est un peu trop schématique. D'après elle, le système lymphatique naît sous la forme de bourgeons creux localisés des grosses veines, et de la manière suivante. Chez l'embryon de 14 mm. 5, un petit bourgeon creux, le cœur lymphatique antérieur, apparaît sur chaque veine sous-clavière au point où celle-ci rencontre la veine cardinale antérieure. Bientôt ce cœur s'éloigne de la veine à laquelle il reste attaché par un long pédicule. Il a émis précédemment deux bourgeons périphériques et un bourgeon central. Les deux bourgeons périphériques forment des canaux situés dans la peau; ils donnent, par une prolifération active, les premiers lymphatiques cutanés de la tête et du thorax. Le bourgeon central se comporte différemment dans le cœur lymphatique droit et dans le gauche : à droite il se développe peu et devient plus tard la grande veine lymphatique; à gauche il se développe davantage, se divise, embrasse l'aorte et se poursuit en arrière pour former le canal thoracique.

Dans la moitié postérieure du corps, il se forme un peu plus tard (embryon de 2 centimètres) deux cœurs lymphatiques postérieurs, situés l'un à droite, l'autre à gauche, à la bifurcation de la veine ischiatique et de la veine cardinale postérieure. Ces cœurs se comportent comme les antérieurs et deviennent le siège d'un bourgeonnement actif de canaux cutanés dont le centre d'irradiation dans la peau est situé au-dessus de la crête iliaque. Plus tard, lorsque le

corps de Wolf disparaît et que les veines cardinales postérieures sont remplacées par la veine cave inférieure, les deux cœurs lymphatiques postérieurs perdent leurs connexions avec le système veineux et entrent en relation avec l'extrémité postérieure des canaux thoraciques, primitivement doubles (par suite de la bifurcation du bourgeon central du cœur antérieur gauche) dont ils deviennent de simples branches afférentes. D'après cette description on pourrait croire que le système lymphatique des Mammifères répète dans son ontogénèse celui des Amphibiens Anoures, mais il n'en est rien.

D'après LEWIS les lymphatiques naissent sur les grosses veines (jugulaire interne, veine cave postérieure, veine mésentérique, etc.), à diverses places, et sous la forme d'extroflexions irrégulières qui poussent à la périphérie des culs-de-sac bosselés lesquels s'anastomosent entre eux pour former les voies lymphatiques. Celles-ci perdent bientôt tout rapport avec les veines, sauf dans les points où se trouvent chez l'adulte leur embouchure. Les premiers lymphatiques constitués sont ceux de la région jugulaire, ils forment bientôt, par confluence, un vaste sac qui répond au prétendu cœur antérieur. Il n'y a point de cœurs lymphatiques vrais, FL. SABIN elle-même a reconnu que les dilatations ainsi nommées par elle étaient dépourvues de muscles et de contractilité.

JOLLY a émis récemment (1910) l'hypothèse que l'origine des ganglions lymphatiques des Oiseaux devait probablement être recherchée dans les cœurs lymphatiques dont ils occupent la place. Cette opinion a contre elle le fait que les ganglions abdominaux sont passablement éloignés des cœurs lymphatiques postérieurs, et d'autre part les ganglions jugulaires ne peuvent guère provenir des cœurs antérieurs qui manquent chez tous les Sauropsidés. Les cœurs antérieurs des Anoures loin d'être un organe généralement répandu chez les Vertébrés semblent constituer une acquisition propre de ces animaux, explicable par l'irrégularité du calibre de leurs voies lymphatiques (sacs et citernes) qui exige pour la progression de la lymphe de puissants appareils d'impulsion.

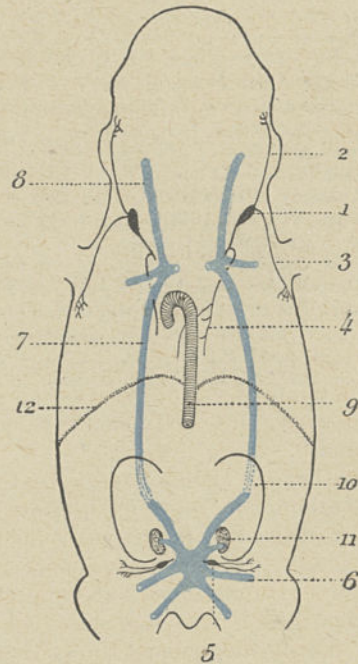


FIG. 259. — Système lymphatique d'un embryon de Porc de 2 cm. 7 (d'après FLORENCE SABIN).

- 1, cœur lymphatique antérieur ; —
- 2, tronc d'origine des lymphatiques de la tête ; — 3, tronc d'origine des lymphatiques du thorax et du membre antérieur ; — 4, tronc d'origine du canal thoracique ; — 5, cœur lymphatique postérieur ; — 6, veine sciaque ; — 7, veine cardinale postérieure ; — 8, veine cardinale antérieure ; — 9, aorte ; — 10, corps de Wolf ; — 11, rein définitif ; — 12, diaphragme.

BIBLIOGRAPHIE

PANIZZA, *Sopra il sistema linfatico dei Rettili*. Ricerche Zootomiche. Pavia, 1833. — P. MAYER. *Ueber Eigentümlichkeiten in d. Kreislaufsorg. d. Selachier*. Mitt. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd VIII, 1888. — L. RANVIER. *Notes extraites des Comptes rendus Acad. Sciences*, Paris, de 1892

à 1897. — L. SALA. *Sullo sviluppo dei cuori linfatici*, etc. Ricerche Labor. Anat. di Roma, etc., Vol. VII, 1900. — ST. FLEURY. *Recherches sur la struct. des ganglions lymphat. de l'Oie*. Arch. d'Anat. microsc., T. V, 1902 (contient la bibliographie des vaisseaux lymph. des Oiseaux). — L. VIALLETON. *Les lymphatiques du tube digestif des Torpilles*. Arch. d'Anat. microsc., T. V, 1902 (renferme la bibliogr. des lymph. des Téléostéens et des Sélaciens). — L. VIALLETON. *Lymphatiques calcués et ganglions lymph.* Bibliogr. anat., T. XII, 1903. — S. M. JOSSIFOW. *Sur les voies princip. et les organes de propulsion de la lymphe chez certains Poissons*. Arch. d'Anat. microscop., T. VIII, 1905. — FLORENCE SABIN. *On the Origin of the lymphatic System from the Veins*, etc. Americ. Journal of Anatomy, Vol. I, 1901-1902. — LE MÊME. *The Develop. of the lymphatics Nodes in the Pig*. Amer. Journ. of Anat., Vol. IV, 1905. — G. FAVARO. *Ricerche... intorno alla circolazione caudale ed ai cuori linfatici posteriori degli Anfibi*, etc. Atti dell'Accad. scientif. Veneto-Trentino-Istrian, classe I, anno 3, 1906. — LE MÊME. *Ricerche intorno alla morfologia... dei vasi, seni e cuori caudale nei Ciclostomi e nei Pesci*. Atti R. Istituto Veneto di Scienze, etc. Anno academ., 1905-1906. — LEWIS, T. FRED. *The develop. of lymphatic System in the Rabbit*. Americ. Journ. of Anatomy., Vol. V, 1906. — WILLIAM, F. ALLEN. *Distrib. of the cut-vessels*, etc. Amer. Journ. of Anat., Vol. VIII, 1908. — L. BRUNTZ. *Le rôle des endothéliums lymph. chez les larves des Amphibiens Anoures*. Arch. zool. expér., 4^e série, T. 7, 1907-1908. — FLORENCE SABIN. *Some farther Evidence on the Origin of the lymphatic System from the Veins*. Anatom. Record, Vol. 2, 1908. — H. HOYER. *Unters. über Lymphgefäßsystem der Froschlärven*. Académie des Sciences de Cracovie, 1908. — G. FAVARO. *Das Lymphsystem*, etc. Bronn's Klassen und Ordnung, Bd 6, 1909 (*Fische*). — GEO. S. HUNTINGTON. *The phylogenetic Relations of the lymphatic and Blood System in Vertebrates*. Anat. Record, Vol. 4, 1910. — J. JOLLY. *Recherches sur les ganglions lymphatiques des Oiseaux*. Archives d'Anat. microsc., T. XI, 1910.

CHAPITRE VII

SYSTÈME URO-GÉNITAL

Les appareils de la génération et de l'excrétion urinaire sont si étroitement unis chez la plupart des Vertébrés qu'ils doivent forcément être décrits simultanément. En effet, dans le plus grand nombre des cas, les organes génitaux empruntent leurs voies d'excrétion à l'appareil urinaire qui reçoit forcément de ce fait une empreinte très marquée, car il s'adapte naturellement à cette nouvelle fonction, c'est-à-dire développe des parties nouvelles et en perd d'autres qui disparaissent entièrement ou deviennent subordonnées.

Pour prendre une idée rapide de l'appareil uro-génital, il faut donc étudier d'abord à part la constitution générale et la genèse de l'appareil urinaire, puis celles de l'appareil génital et, cela fait, examiner les principales combinaisons que ces deux appareils peuvent former entre eux.

SECTION I. — CONSTITUTION GÉNÉRALE DE L'APPAREIL URINAIRE

Nous la décrirons principalement d'après le travail d'ensemble de WALTER FELIX et BÜHLER.

L'appareil urinaire a deux fonctions : 1^o séparer les produits d'excrétion ; 2^o enlever l'eau en excès. L'organe rénal le plus primitif fut le coelome. Chaque cellule épithéliale de ce dernier fonctionnait comme une cellule rénale, et la paroi coelomique constituée par l'ensemble de ces cellules formait une membrane filtrante pour l'eau contenue dans les vaisseaux sous-jacents. Le coelome s'ouvrait au dehors en différents points. De ces ouvertures qui servaient à l'évacuation du produit sécrété se développèrent des canalicules rénaux qui se chargèrent plus spécialement de l'excrétion, tandis que la filtration était attribuée à la paroi coelomique. Une semblable séparation des deux fonctions s'observe encore dans l'appareil rénal primitif (pronéphros) des Lamproies, des Dipneustes et des Amphibiens, qui présente des tubes rénaux (chargés de l'excrétion) indépendants des glomérules (chargés de la filtration). Ces derniers forment en effet une simple extroflexion de la paroi coelomique sans continuité

aucune avec les tubes rénaux. Plus tard, les tubes rénaux s'emparèrent aussi de la fonction de filtration et s'annexèrent les glomérules, comme on le voit dans le pronéphros de certains Poissons et dans tous les tubes rénaux des Vertébrés qui succèdent au pronéphros.

Les tubes rénaux des Vertébrés sont des canalicules transverses, primitivement segmentaires ou métamériques implantés sur un canal excréteur commun longitudinal, le *canal de Wolff* ou *canal excréteur primaire* qui emporte au dehors leurs produits de sécrétion. Ces canalicules peuvent former au cours de la vie de l'animal trois organes rénaux différents, qui se succèdent d'avant en arrière le long du canal excréteur commun et qui sont : 1° le *pronéphros* ou rein céphalique placé très cranialement, immédiatement derrière la région branchiale; 2° le *mésonephros* ou rein primordial (corps de Wolff) qui suit le pronéphros; enfin 3° le *métanéphros*, le plus caudal de ces trois appareils et qui ne se rencontre que chez les Amniotes. Les canalicules excréteurs qui forment ces différents organes ne diffèrent comme on le verra plus loin que par la manière

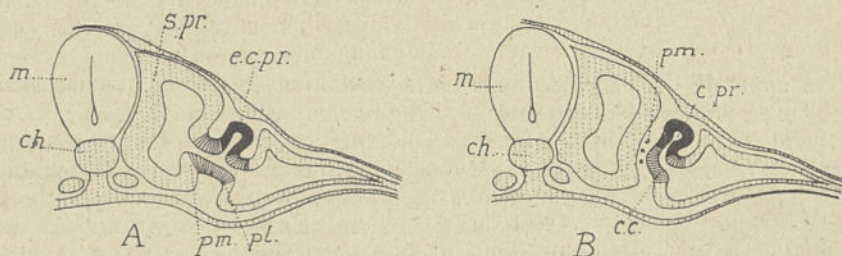


FIG. 260. — Schémas du développement d'un canalicule du pronéphros, d'après W. FELIX.

A, stade initial. Le segment primitif, son pédicule indiqué par les stries, et la plaque latérale sont encore en continuité, l'ébauche du canal principal est apparue sur le pédicule. — B, stade consécutif. L'extrémité médiale du pédicule s'est séparée du segment primitif. Le canal principal forme un cul-de-sac dont l'extrémité se dirigeant caudalement s'unira avec ceux des segments suivants pour former le canal de Wolff.

c.c., canal de complément; — ch., chorde; — c. pr., canal principal; — c. c. pr., ébauche du canal principal; — m., moelle; — pl. et pm., partie latérale et partie médiale du pédicule; — s. pr., segment primitif secondaire ou protovertèbre.

dont ils se forment, à cause du moment du développement où ils prennent naissance. On peut donc penser que l'organe rénal primitif des Vertébrés possédait la même structure sur toute sa longueur, et méritait le nom d'*holonéphros*. Mais comme les trois sections de l'organe rénal que l'on vient de nommer se développent successivement, les tubes rénaux prennent dans chacune d'elles des caractères spéciaux, répondant au degré de développement compatible avec le moment où ils existent, et l'on peut parfaitement distinguer, au moins d'une manière générale, le pronéphros du méso- et du métanéphros.

L'ontogenèse fait bien comprendre l'unité fondamentale des canalicules rénaux. Le système urinaire tout entier est d'origine mésodermique. Le mésoderme consiste d'abord, comme on l'a vu, en deux plaques droite et gauche séparées l'une de l'autre par la corde dorsale et la moelle. Chacune d'elles se différencie en une partie médiale segmentée, métamérique, le segment primitif ou somite, et une partie latérale insegmentée continue, la plaque latérale; puis le segment primitif se divise en deux parties : le segment primitif secondaire ou

protovertèbre et le *pédicule du segment primitif* qui a reçu des noms divers (cordon d'union, communication protovertébrale, plaque moyenne, lame urogénitale, masse intermédiaire, néphrotome, gono-néphrotome).

Le segment secondaire, son pédicule et la plaque latérale sont parfaitement continus latéralement (fig. 260, A); ils consistent tous en une couche cellulaire externe ou somatopleure et en une couche cellulaire interne ou splanchnopleure entre lesquelles se poursuit, dans chacun d'eux, une partie du coelome.

Le *pédicule* fournit le matériel des différents canalicules rénaux. Pour cela il se sépare d'abord de la protovertèbre et forme alors un tube fermé du côté de cette dernière, ouvert dans le coelome de la plaque latérale (fig. 260, B). Ce tube peut passer directement dans la constitution d'un canalicule rénal en gardant la forme tubulaire et en développant simplement certaines parties, ou bien il perd sa forme tubulaire et se décompose en cellules qui se distinguent mal du mésenchyme ambiant ou restent groupées en masses pleines qui se fusionnent avec celles des pédicules suivants et forment un *cordon néphrogène*. Il résulte de ce mode de développement que les canalicules rénaux, à quelque catégorie qu'ils appartiennent, sont toujours sous-péritonéaux ou rétro-péritonéaux. Dans chaque métamère il y a généralement plus d'un canalicule, parce que des générations successives de ces derniers y prennent naissance, surtout dans le méso- et dans le métanéphros.

Chaque pédicule, ou le matériel cellulaire qui en provient, fournit des canalicules rénaux. Ces derniers se distinguent les uns des autres par l'époque de leur apparition. Les canalicules du pronéphros apparaissent de très bonne heure, lorsque le pédicule se forme; ceux du mésonéphros se forment plus tard, après la séparation du pédicule et du segment; enfin ceux du métanéphros ne prennent naissance qu'après que le pédicule a perdu sa forme tubulaire et s'est confondu avec le mésenchyme ou a donné un cordon néphrogène. Il est donc, au moins théoriquement, très facile de distinguer les différents canalicules, dans la pratique on peut cependant rencontrer des difficultés plus ou moins considérables.

Le canal commun qui réunit les canalicules rénaux, canal excréteur primaire ou canal de Wolff, naît également du mésoderme. Dans sa portion la plus craniale il est formé directement par les canalicules du pronéphros qui s'unissent entre eux latéralement. En arrière de ce point il naît de lui-même par accroissement propre de la partie déjà formée ou avec participation à cet accroissement de la lame moyenne du mésoderme. Enfin, chez certains Vertébrés (Sélaciens, Gymnophiones, Mammifères) le canal de Wolff s'unit par sa partie caudale à l'ectoderme qui participe à son allongement.

Ceci dit, voyons les caractères essentiels de chaque organe rénal successif.

1. — PRONÉPHROS.

Le pronéphros a une assez grande étendue et joue un rôle fonctionnel chez les Cyclostomes, les Poissons moins les Sélaciens, et chez les Amphibiens. Il est moins étendu et n'est jamais fonctionnel chez les Sélaciens et chez les Amniotes.

Dans le premier cas, et là où il présente les différenciations les plus nombreuses, chaque canalicule du pronéphros peut posséder les parties suivantes :

(FELIX) : 1° le *canalicule principal*; 2° la *chambre pronéphrotique interne*; 3° le *canalicule néphrostomal*; 4° (éventuellement) le *canalicule accessoire*. Le canalicule principal naît d'une extroflexion de la somatopleure seule (fig. 260, A), il se dirige latéralement vers le canal collecteur. La chambre interne et le canal néphrostomal sont formés par la partie du pédicule comprise entre le canalicule principal et le coelome, partie à laquelle FELIX donne le nom de canalicule de complément (fig. 260, B). Un canalicule accessoire se forme lorsque la chambre interne, au lieu de se trouver sur le point où le canal principal et le canal néphrostomal se rencontrent, est tirée médialement et se joint à ces deux conduits par un petit canalicule d'union qui est le canalicule accessoire. L'ou-

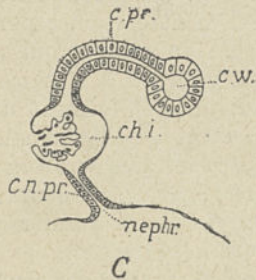


FIG. 261. — Un tube du pronéphros plus avancé que ceux de la fig. 260, d'après W. FELIX.

C, coelome; — *ch.i.*, chambre interne; — *cn.pr.*, canal néphrostomal primaire; — *c.pr.*, canal principal; — *c.w.*, canal de Wolff; — *nephtr.*, néphrostome.

verture du canalicule principal dans le canalicule de complément est souvent garnie de longs cils et forme le *néphrostome du canalicule principal*, celle du canal de complément dans le coelome est le *néphrostome du canal de complément*. Le canal de complément peut, chez l'adulte, régresser dans la paroi du coelome, c'est alors le néphrostome du canalicule principal qui s'ouvre au dehors.

Ces parties ne se rencontrent pas forcément dans tout pronéphros. Les Lamproies, les Dipneustes, les Urodèles et les Anoures n'ont qu'un canalicule principal qui vient s'ouvrir au dehors par un néphrostome cilié placé auprès d'un glomérule externe, saillant dans la cavité coelomique et indépendant des canalicules.

Les Ganoïdes, les Téléostéens et les Gymnophions ont une disposition plus compliquée. Il existe alors une chambre interne qui peut offrir un glomérule saillant ou comporter une paroi lisse, simplement tapissée de vaisseaux. Les chambres internes des segments consécutifs peuvent en outre être distinctes

et séparées ou se confondre en une seule dans laquelle les glomérules restent aussi distincts ou sont unis en un glomus. Les chambres internes n'offrent rien de particulier au pronéphros, elles répondent aux corpuscules de Malpighi des autres organes rénaux, mais il existe aussi dans certains cas une chambre externe qui se forme par séparation de la partie dorsale du coelome portant le glomérule externe et dans laquelle s'ouvrent les néphrostomes des canalicules de complément. La séparation de cette chambre d'avec le coelome n'est jamais complète, et elle communique toujours avec ce dernier à l'une de ses extrémités. Cette ouverture peut se transformer en un canalicule qui est alors un faux canalicule néphrostomal. Les glomérules externes sont alors enfermés dans la chambre externe. Cette disposition avec chambre interne et chambre externe se rencontre chez les Ganoïdes et en particulier chez *Lepidosteus*.

Le pronéphros occupe la partie la plus craniale de la cavité coelomique. Il est formé d'un nombre variable de canalicules (2 à 8), de complication différente comme on vient de le voir. Ces tubes sont enfoncés sous l'épithélium coelomique et entourés de capillaires sanguins formant un système porte rénal d'origine veineuse. En effet, ils se développent sur le trajet des veines cardinales postérieures, dans la lumière desquelles ils végètent pour ainsi dire, repoussant au-devant d'eux l'endothélium vasculaire qui les recouvre constamment. Ils dé-

coupent ainsi dans ces veines un territoire spécial formés de capillaires irréguliers, de fort calibre (sinusoïdes de SEDGWICK MINOR), qui apportent aux canalicules les éléments de leur sécrétion; c'est le système veineux porte rénal qui est ici le principal système vasculaire du rein, celui qui est chargé de la fonction excrétrice. Le système artériel ne prend part qu'à la filtration au moyen du glomérule externe irrigué par l'aorte. Les canalicules pronéphrotiques s'ouvrent au dehors par un entonnoir cilié (néphrostome) qui devient parfois très volumineux et très saillant (Ammocète).

Le pronéphros fonctionne chez tous les Poissons sauf chez les Sélaciens. Chez les Myxinoïdes sa constitution fait encore l'objet de discussions, nous n'en parlerons pas. Chez les Lamproies il est développé pendant toute la phase Ammocète qui dure trois ou quatre ans et forme alors un organe placé dans le toit de

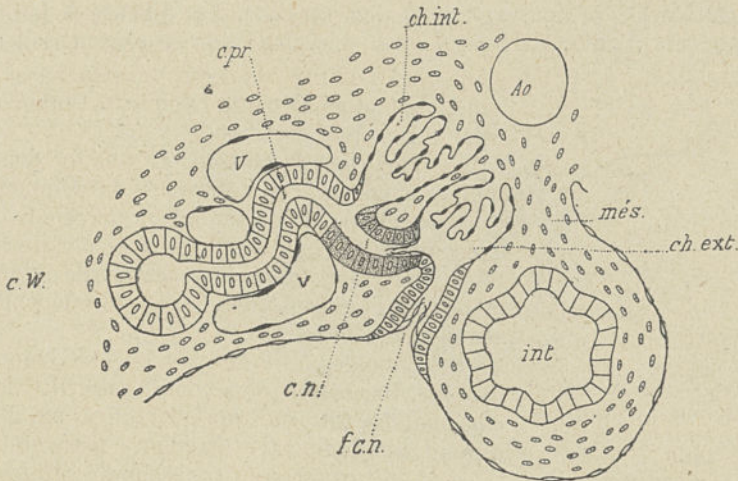


FIG. 262. — Schéma du pronéphros d'un Ganoïde.

Ao., aorte; — c.n., canal néphrostomal; — c.pr., canalicule principal; — c.W., canal de Wolff; — ch. ext., chambre externe et son glomérule; — ch. int., chambre interne et son glomérule; — f.c.n., faux-canal néphrostomal; — int., intestin; — més., mésentère.

la cavité péricardique primitive sur le trajet des veines jugulaires qui lui fournissent son système porte rénal. Il comprend cinq canalicules. A la métamorphose, lorsque la cavité péricardique se sépare complètement du reste du coelome, il s'atrophie et cesse tout fonctionnement.

Chez les Téléostomes le pronéphros fonctionne pendant les premiers temps de la vie et peut même garder son rôle indéfiniment chez certains Téléostéens (*Lepadogaster*, *Fierasfer*, *Zoarces*). Chez les Dipneustes il y a deux ou trois canalicules avec (*Lepidosiren*) ou sans (*Ceratodus*) chambre pronéphrotique.

Chez les Sélaciens l'organe ne fonctionne jamais et reste réduit à l'état rudimentaire, ses ébauches se forment dans quelques segments (7^e à 12^e) et ne vont pas plus loin. Il n'y a pas de glomérules.

Chez tous les Amphibiens le pronéphros est toujours fonctionnel dans les larves. Très typique chez les Gymnophiones où il présente toutes les parties décrites plus haut, il comprend chez les Anoures trois, chez les Urodèles deux canalicules avec un entonnoir coelomique cilié et un glomérule externe.

Chez les Reptiles et les Oiseaux, il est réduit à des ébauches qui se forment sur quelques segments seulement (les 5^e à 12^e Lézards, 4^e à 10^e Chéloniens, 4^e à 15^e Oiseaux). Il présente un canal principal, un canal de complément et un glomérule externe. Son ébauche est encore plus réduite chez les Mammifères.

En somme, le pronéphros se distingue par la présence simultanée de glomérules externes et de néphrostomes ouverts dans le coelome pendant toute la durée de son existence.

2. — MÉSONÉPHROS.

Dans le mésonéphros, les pédicules se détachent de la protovertèbre avant sa formation. Ces pédicules forment alors un tube, clos du côté de la protovertèbre, ouvert d'autre part dans le coelome. Ces tubes se rencontrent (à l'état

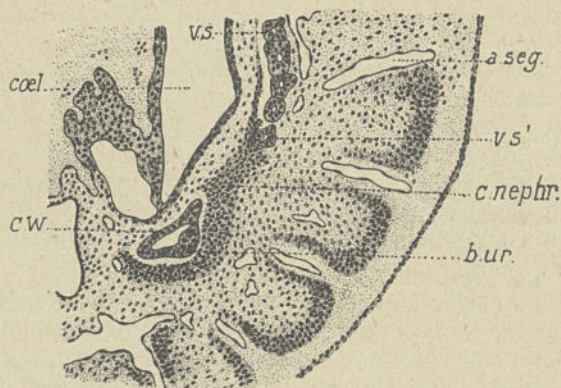


FIG. 263. — Coupe sagittale de l'extrémité caudale du mésonéphros chez un embryon de Lapin, d'après SCHREINER.

a. seg., artère segmentaire; — *b. ur.*, bourgeon de l'uretère; — *c. neph.*, cordon néphrogène; — *coel.*, coelome; — *c.w.*, canal de Wolff; — *v. s.*, vésicule segmentaire; — *v. s'*, la dernière vésicule segmentaire encore en partie confondue avec le cordon néphrogène.

de cordons pleins chez les Amniotes), chez tous les Vertébrés, mais leur évolution est assez différente. Chez les Sélaciens le tube passe directement dans les canalicules du mésonéphros qu'il forme au moins en partie, mais chez les autres Vertébrés il perd son attache coelomique par fonte mésenchymateuse des cellules de cette attache, et devient d'abord une *vésicule* segmentaire (Gymnophiones, canalicules craniaux des Reptiles) ou même il perd sa lumière, et forme une sphère plus serrée à son centre qu'à sa périphérie qui passe dans le tissu ambiant (Reptiles — canalicules moyens et caudaux — Oiseaux, Mammifères). Ces sphères peuvent elles-mêmes se souder en un cordon néphrogène (Sauropsidés en partie, Mammifères). D'après cette évolution initiale le développement ultérieur sera nécessairement différent. Mais, dans les cas typiques, par exemple chez les Sélaciens, on peut distinguer aux canalicules trois parties : 1^o le *canalicule principal*; 2^o la *chambre mésonéphrique*; 3^o le *canalicule néphrostomal*. Le canalicule principal naît chez les Sélaciens comme une éva-

gination de la somatopleure du pédicule. Dans le cas de vésicule segmentaire, il naît d'une évagination de la lumière de celle-ci. Lorsqu'il y a des sphères pleines, il se fait d'abord dans la sphère une lumière d'où part le canalicule principal. Lorsqu'il y a un cordon néphrogène il se différencie d'abord dans son épaisseur des sphères pleines qui se comportent comme les précédentes. Enfin là où les pédicules ont disparu dans le mésenchyme il se fait d'abord un tissu néphrogène par concentration, puis des sphères, puis des vésicules.

Là où les pédicules se sont fondus en cordons néphrogènes ou en mésenchyme, ils perdent leur métamérie et ne la retrouvent plus. Au contraire, les canalicules qui dérivent des pédicules sont comme ceux-ci métamériques.

La chambre mésonéphrique se forme chez les Sélaciens aux dépens de la même évagination que le canalicule principal. Elle diffère donc de celle des canalicules du pronéphros qui est un produit du pédicule. Cette chambre va donner la capsule de Bowmann du glomérule de Malpighi. Le canalicule néphrostomal est primaire, c'est-à-dire dérive du pédicule (Sélaciens), ou bien est une néo-formation (la plupart des autres Vertébrés). Les canalicules principal et néphrostomal débouchent dans la capsule de Bowmann. Telle est la forme initiale. Ensuite le canalicule principal se différencie, sa partie voisine du canal excréteur reste simple, purement chargée de la conduction et devient le *tube collecteur*, l'autre s'allonge, se plisse en S, ses cellules prennent les caractères de cellules rénales, elle forme le canal sécréteur ou glandulaire proprement dit. Comme ces canalicules primaires ne suffisent pas, il s'en forme de nouveaux qui naissent soit des primaires déjà formés, soit des restes du tissu néphrogène. Les canalicules secondaires peuvent s'ouvrir soit directement dans le canal excréteur commun, comme le faisaient les primaires, soit enfin dans une évagination du canal excréteur commun qui va au-devant d'eux (*uretère mésonéphrique*). Dans ce dernier cas les canalicules du mésonéphros qui s'ouvrent dans une évagination du canal de Wolff ne se distinguent en rien des canalicules du métanéphros. On peut ainsi trouver des canalicules du métanéphros mélangés à ceux du mésonéphros dans toute l'étendue de cet organe chez les Gymnophiones et seulement dans sa partie caudale chez les Oiseaux et chez les Mammifères. Cette disposition est une forme de passage vers le métanéphros.

Un point important c'est que chez beaucoup d'Ichthyopsidés, les tubes collecteurs des canalicules du mésonéphros peuvent se développer beaucoup et se séparer plus ou moins complètement du canal excréteur commun, formant ainsi un uretère particulier, l'*uretère Wolffien* ou uretère du corps de Wolff qui joue un rôle important en séparant l'urine du sperme sur une grande partie de leur trajet (Sélaciens, Urodèles) et qu'il faut distinguer soigneusement de l'uretère mésonéphrique. Ce dernier en effet est homologue de l'uretère définitif ou métanéphrique, et a été appelé mésonéphrique uniquement à cause de sa situation en plein mésonéphros.

Le mésonéphros est un organe plus volumineux, plus important et plus durable que le pronéphros, car il fonctionne simultanément avec lui, puis seul pendant toute la vie chez les Ichthyopsidés. Il se compose toujours d'un grand nombre de canalicules (par production de générations secondaires dans chaque segment), sur le trajet desquels on trouve toujours un glomérule interne. Il n'y a jamais de chambre externe ni de glomérule externe. Des ouvertures néphrostomales existent dans les premiers temps, mais elles disparaissent pour la

plupart. On en trouve encore chez beaucoup de Sélaciens (*Squatina*, *Spinax*, *Scyllium*, etc.), en nombre plus petit que celui des segments, ce qui indique déjà une atrophie de certaines d'entre elles. Mais elles disparaissent totalement chez d'autres (*Carcharias*, *Mustelus*, *Raja*), et le nombre de celles qui persistent chez les premiers varie non seulement d'une espèce, mais d'un individu à l'autre. Elles disparaissent totalement chez les Téléostomes et chez les Dipneustes.

Chez les Amphibiens les ouvertures néphrostomales se rencontrent aussi à la surface ventrale du mésonéphros. Chez les Anoures elles sont en grand nombre, mais ne conduisent plus dans les canalicules du mésonéphros avec lesquels elles ont perdu toute continuité. Elles se terminent en cul-de-sac dans le réseau capillaire sanguin auquel elles conduisent ainsi, indirectement et par osmose, l'excès du liquide péritonéal. Comme le pronéphros, le mésonéphros est tout entier plongé dans un système veineux porte rénal développé sur le trajet des veines cardinales et dont la description a été donnée plus haut. Ce système est évidemment le système vasculaire fonctionnel du mésonéphros, car, bien que le sang artériel des glomérules venu de l'aorte passe ensuite dans le système porte rénal, il est clair, étant donné le faible développement des vaisseaux glomérulaires par rapport aux autres et la faible pression qui règne dans les artères chez tous ces animaux, particulièrement chez les Poissons, que le rôle principal est dévolu aux veines.

Le corps de Wolff s'étend sur la plus grande partie de la cavité du corps. Cependant il est généralement réduit ou même complètement atrophié dans la partie craniale de cette cavité, et cela non seulement chez les animaux où sa partie antérieure passant au service de l'appareil génital perd sa fonction urinaire et régresse en partie, mais même dans certains cas où l'union uro-génitale n'a pas lieu. Les deux corps de Wolff peuvent souvent se fusionner sur la ligne médiane, cette fusion n'est qu'une intrication des canalicules et des vaisseaux, l'individualité de chaque moitié est réservée. On trouve aussi souvent beaucoup de tissu lymphoïde autour des canalicules du mésonéphros, particulièrement chez les Téléostomes et les Dipneustes. Cette abondance de tissu lymphoïde doit être considérée comme liée à la présence du système vasculaire très développé dans le rein (système porte et veines cardinales).

Primitivement, le canal de Wolff est le canal excréteur du mésonéphros, mais lorsqu'il s'établit une union uro-génitale et que ce canal reçoit ainsi le sperme, il tend à se créer un canal urinaire propre, indépendant du canal déférent, comme cela se voit le mieux chez les Sélaciens et chez les Urodèles. Là, les canalicules de la portion caudale du mésonéphros se réunissent entre eux et forment un uretère Wolffien qui emporte l'urine tandis que le sperme seul passe par le canal déférent (voy. fig. 268). Cette tendance s'observe aussi chez certains Anoures, mais il y a chez ces animaux une grande variabilité selon les espèces et des dispositions très différentes peuvent se rencontrer.

Le mésonéphros des Amniotes n'existe que pendant la période embryonnaire et disparaît entièrement plus tard, sauf dans celles de ses parties qui passent au service de l'appareil génital. Son fonctionnement est très limité, on discute même s'il existe chez les Eutheria. Leur mésonéphros est en effet très rudimentaire, il ne comporte point de canalicules secondaires qui existent toujours là où il y a un mésonéphros fonctionnant. Il n'y a point non plus d'ouvertures néphrostomales. Celles-ci existent au contraire chez *Echidna*. D'ailleurs les Monotrèmes et les Marsupiaux quittent l'œuf à l'état de larves et ont un mésonéphros fonctionnant. Parmi les Eutheria, le degré du développement

du mésonéphros est très variable, KEIBEL et WEBER ont établi une série décroissante où cet organe va se dégradant de plus en plus (Porc, Lapin, Homme, Taupe, Cobaye, Rat). Chez le Rat il n'y a plus de glomérules, chez le Cobaye ils n'existent que pendant peu de temps, chez la Taupe on les observe seulement chez l'embryon de 7 à 9 millimètres, chez l'Homme dans celui de 7 à 22 millimètres, chez le Porc dans l'embryon de 7 à 50 millimètres, et chez ce dernier seulement les glomérules du mésonéphros persistent jusqu'au moment où ceux du métanéphros fonctionnent, ce qui permet d'admettre chez lui une continuité de fonction rénale qui n'existe pas chez les autres, de sorte que l'on peut douter si cette fonction existe bien pour leur mésonéphros.

3. — MÉTANÉPHROS.

Le métanéphros ne se rencontre à l'état pur (c'est-à-dire comme organe distinct et individualisé, non mélangé au mésonéphros), que chez les Amniotes dont il forme l'appareil urinaire. Il est caractérisé par deux faits essentiels : 1^o ses canalicules ne dérivent jamais directement des pédicules segmentaires, mais du tissu néphrogène engendré par ces derniers ; 2^o ils ne débouchent jamais directement dans le canal de Wolff, mais dans une extro-flexion de ce dernier qui s'avance au-devant d'eux (*Uretère*).

Au fond il n'y a point de différence essentielle entre le méso et le métanéphros et l'on trouve entre eux des transitions graduelles. Chez les Gymnophiones, il se développe dans chaque segment du mésonéphros un petit métanéphros caractérisé par un uretère fortement branché et portant une vingtaine de canalicules. Chez les Oiseaux on trouve de même, mais seulement dans la partie caudale du mésonéphros, un certain nombre de canalicules portés par des uretères et par conséquent de nature métanéphrique. Mais ils régressent en même temps que les canalicules du mésonéphros qui les entourent, et, finalement chez tous les Amniotes c'est à un seul uretère, le plus caudal, que revient le rôle de porter tous les canalicules du métanéphros. Cet uretère naît sur la partie caudale du canal de Wolff. Il forme un diverticule canaliculaire qui s'allonge cranialement et vient enfoncer son extrémité aveugle dans le tissu néphrogène formé par la partie caudale du mésonéphros. Cette extrémité bourgeonne activement et donne un certain nombre de générations successives de branches qui constituent les canaux collecteurs de l'urine sur lesquels viennent se greffer secondairement les canalicules sécréteurs. On a cru à un moment donné que les bourgeons nés sur l'uretère engendraient les canalicules urinaires tout entiers, mais on sait maintenant qu'il n'en est rien et que dans le métanéphros, comme dans le mésonéphros, les canalicules sécréteurs sont indépendants des voies excrétrices (canal de Wolff, uretère) et ne s'y raccordent que secondairement.

Le bourgeonnement des canaux excréteurs sur l'uretère s'opère d'une façon un peu différente chez les Sauropsidés et chez les Mammifères. Chez les premiers il se fait un canal principal sur lequel des canaux de second et de troisième ordre se disposent irrégulièrement comme dans les glandes en grappe, et en formant une grappe assez allongée dont l'axe est placé au milieu du parenchyme glandulaire. Chez les Mammifères, au contraire, les canaux de second et de troisième ordre sont groupés d'une manière régulière autour de l'extrémité craniale de

l'uretère, sur laquelle ils déterminent la production de pyramides distinctes débouchant toutes dans un élargissement de l'uretère, le bassin. Chez certains animaux, il existe une seule pyramide (Lapin, Chat, etc.). Chez d'autres il en existe davantage et alors elles sont visibles de l'extérieur, leur base tournée vers la périphérie formant autant de petits lobules distincts (Bœuf, Ours, Céta-

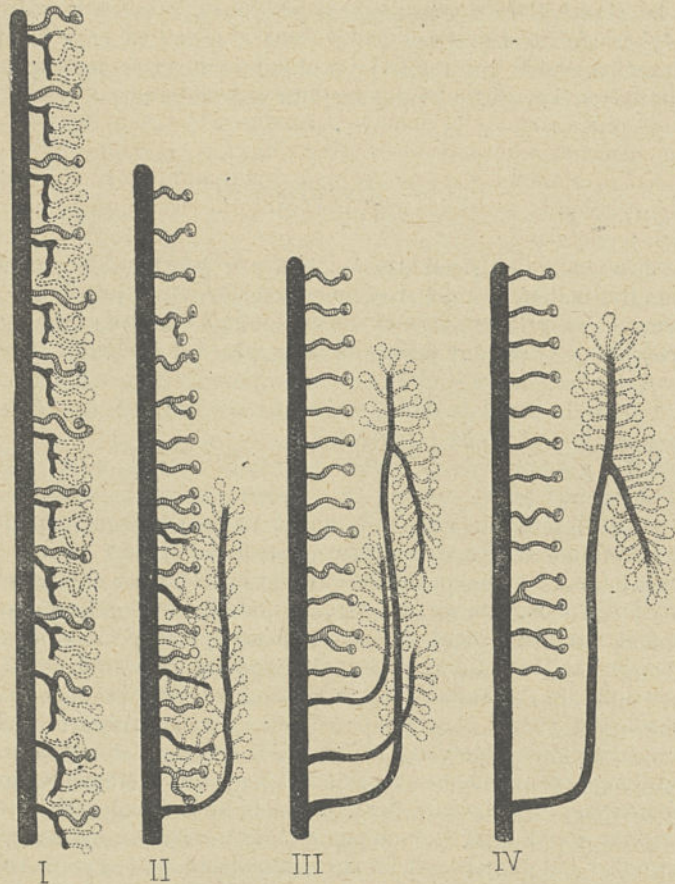


FIG. 264. — Schémas montrant les rapports du métanéphros avec le mésonephros, d'après W. FELIX. I, chez un Gymnophione achevé. — II, chez un embryon de Poulet avancé. — III, une variété chez l'Homme. — IV, chez le Lapin.

Le canal excréteur primaire (canal de Wolff) et les uretères sont en noir plein; les canalicules du mésonephros (can. primaires et secondaires) sont marqués par des hachures; les canalicules du métanéphros sont en pointillé.

cés, etc.), ou bien elles ne sont visibles que sur une coupe, au niveau de leurs sommets, leur périphérie formant une masse régulière lisse et continue (Homme, Porc, etc.).

Un système veineux porte rénal ne s'observe plus qu'à l'état embryonnaire chez les Sauropsidés et chez les Monotrèmes, il est encore plus réduit chez les Eutheria, où il n'est qu'à l'état de traces. Il disparaît entièrement chez

l'adulte sauf chez quelques Sauropsidés où il peut encore partiellement subsister. Mais ici c'est le système artériel qui devient le système fonctionnel du rein, et cela est en rapport avec le développement de la circulation et de la pression sanguines, aussi bien qu'avec l'accroissement considérable du nombre des glomérules. Les capillaires efférents de ces derniers, avant de se rendre aux veinules efférentes, se divisent en un réseau serré (réseau labyrinthisque), autour des tubes sécréteurs auxquels ils apportent le matériel de sécrétion que ces derniers puisaient jusqu'alors dans les veines du système porte.

Le métanéphros est le plus caudal des appareils successivement développés pour remplir la fonction urinaire, en ce que ses canalicules dérivent toujours de la partie la plus caudale des ébauches urinaires. Mais une fois formé il peut occuper une situation moins reculée, et s'avancer par exemple plus en avant que l'extrémité caudale du corps de Wolff de certains animaux. Ce déplacement est en rapport avec la nécessité de laisser libre la cavité du bassin pour les organes de la génération.

Le recul graduel de l'appareil urinaire, montré d'une manière si évidente par la situation graduellement plus caudale qu'occupent le pro-, le méso- et le métanéphros, s'explique par la concurrence d'organes qui se développent dans la partie craniale de la cavité coelomique, tels que les poumons.

SECTION II. — CONSTITUTION GÉNÉRALE DE L'APPAREIL GÉNITAL

L'appareil génital est constitué de deux parties différentes : 1^o de glandes chargées de produire, ou mieux de conserver et de nourrir les éléments sexuels; 2^o de conduits destinés à transporter ces produits au dehors et éventuellement à donner asile à l'œuf fécondé ou à l'embryon. Les glandes génitales ont partout une constitution identique au fond, mais il n'en est pas de même des conduits génitaux. Dans le cas le plus fréquent ces conduits sont empruntés à l'appareil urinaire; mais chez certains animaux ils sont tout à fait indépendants de ce dernier, enfin dans d'autres, encore plus rares, des conduits génitaux proprement dits font défaut. D'autre part, les conduits génitaux débouchent rarement directement à l'extérieur; le plus souvent ils empruntent comme orifice émissaire une partie de l'extrémité terminale du tube digestif, qui devient ainsi commune aux appareils de la digestion, de l'excrétion et de la génération, et forme un cloaque, sur lequel peuvent aussi prendre naissance des organes annexes de l'appareil génital, tels que les organes copulateurs. L'appareil génital est donc, en somme, formé de trois parties essentielles d'origine différente : les glandes génitales, les conduits génitaux, les orifices génitaux et leurs annexes, ou la partie cloacale de cet appareil.

Voyons d'abord les caractères essentiels et le développement général de chacune de ces trois parties, il sera facile ensuite de voir comment elles se combinent et se différencient pour former l'appareil génital achevé des différents types.

ARTICLE I. — CONSTITUTION GÉNÉRALE DES GLANDES GÉNITALES.

Le nom de glandes appliqué à ces organes demande quelques explications. Il ne s'agit point ici de glandes véritables, créant de toutes pièces les pro-

duits qu'elles rejettent, mais bien plutôt d'organes particuliers dans lesquels les *cellules germinales*, cellules spécifiques ayant le pouvoir d'engendrer des individus semblables à celui auquel elles appartiennent, prennent asile et sont susceptibles de se multiplier considérablement par division caryocinétique. Bien loin que ce soit la glande qui crée les cellules germinales, celles-ci préexistent à la glande et la forment par leur réunion. Les cellules germinales sont sans doute des produits directs de la segmentation et précèdent la formation des feuilletts. Situées dans les œufs holoblastiques à la limite de l'entoderme primitif, dans les œufs méroblastiques dans le plancher de la cavité germinale et sur les bords du germe, elles se reconnaissent de très bonne heure chez la plupart des Vertébrés et émigrent peu à peu dans la région qu'elles occupent définitivement, c'est-à-dire dans le toit de la cavité coelomique, de chaque côté du mésentère. Les étapes de cette migration ont pu être suivies chez certains animaux, le long des pédicules segmentaires dans lesquels on a



FIG. 265. — Coupe transversale de la base du mésentère chez un embryon femelle d'*Acanthias vulgaris*, pour montrer l'épithélium germinatif (d'après SEMPER).

a., ovules; — b., stroma.

observé des cellules germinales. Chez les Vertébrés supérieurs l'apparition des cellules germinales est plus tardive; elle ne se fait qu'après que les feuilletts sont bien constitués, et que le mésoderme a subi ses premières différenciations en somites, pédicules segmentaires et plaque latérale, mais il ne faudrait pas croire que les cellules germinales qui se montrent alors dans l'épithélium coelomique soient une simple différenciation des cellules coelomiques, elles sont plus vieilles que celles-ci et ont seulement retardé le moment où leur forme trahit leur nature véritable. Les cellules germinales engendrent les éléments sexuels ou *gamètes*.

Le développement des glandes génitales s'effectue de la manière suivante. A un moment donné, chez tous les Vertébrés, on distingue un épaississement de l'épithélium coelomique situé sur le côté dorsal de la cavité viscérale, entre le mésentère et le méso-

néphros. Cet épaississement est formé : 1° par des cellules épithéliales de la paroi coelomique devenues cylindriques au lieu de cubiques ou même plates qu'elles étaient tout d'abord; et 2° par des cellules germinales, arrondies, volumineuses, avec un gros noyau, ce sont les ovules primordiaux ou mieux les cellules germinales primitives. L'épithélium ainsi constitué est l'*épithélium germinatif* de WALDEYER (1870). L'épithélium germinatif s'étend d'abord sur une grande longueur et sur presque la totalité du toit de la cavité coelomique, mais il ne tarde pas à se restreindre dans ses deux extrémités craniale et caudale, de sorte que l'organe qui lui succède est beaucoup moins étendu. Cet organe est une sorte de lame saillante, le pli *génital* qui se soulève à la surface de la paroi coelomique et qui comprend une couche externe épithéliale formée par l'épithélium germinatif épaissi, et une couche centrale, rudiment du stroma conjonctif. Entre ces deux couches la limite n'est pas nette et l'épithélium germinatif est difficile à limiter dans sa profondeur.

A cet état la glande génitale est dite indifférente, il est impossible de savoir si elle deviendra mâle ou femelle.

L'épithélium germinatif ne s'étend pas toujours sur toute la longueur du pli génital, il peut être limité à une petite étendue seulement de ce dernier, auquel

on distingue alors une partie craniale *progonale*, une partie moyenne *gonale*, qui renferme seule l'épithélium germinatif, enfin, une partie caudale *épigonale*.

La différenciation de l'ébauche en glande mâle (testicule) ou en glande femelle (ovaire) commence bientôt. Celle de l'ovaire est plus précoce, et il est plus facile de reconnaître au début la glande femelle. L'épithélium germinatif s'est épaissi et forme sur toute la surface du pli génital une écorce épaisse, irrégulière d'épaisseur, et dont le fond se distingue assez mal du stroma conjonctif sous-jacent. Dans cette écorce, on trouve à toutes les hauteurs, aussi bien à sa surface que dans sa profondeur, des cellules germinales arrondies, volumineuses, mélangées aux autres cellules plus petites, cylindriques, régulières, et l'ensemble ne tarde pas à se fondre en un syncytium continu. On tend à admettre aujourd'hui que tous les éléments de ce syncytium sont de même nature; ce sont tous des cellules germinales, les unes sont seulement plus petites, moins différenciées, ce sont les petites cellules germinales, les autres sont plus volumineuses et ont pris un aspect caractéristique, ce sont les grosses cellules germinales ou ovules primordiaux des anciens auteurs. Beaucoup des ovules primordiaux que l'on voit dans l'épithélium germinatif ou dans les premiers stades du développement de l'ovaire ne deviennent pas des ovules définitifs, mais s'atrophient et disparaissent. Ce sont des cellules germinales qui n'aboutissent pas à l'état parfait, et meurent parce qu'elles ne trouvent pas encore les conditions nécessaires à leur développement. Elles sont remplacées par des petites cellules germinales qui grandissent, deviennent rondes et forment les éléments sexuels de la glande femelle (*ovogonies*). Pour cela, chaque ovogonie, après avoir subi des remaniements considérables dans la chromatine de son noyau qui revêt des formes variées, s'entoure de petites cellules germinales qui forment autour d'elle un épithélium d'abord aplati, puis cubique et enfin cylindrique, l'*épithélium folliculaire* ou *membrane granuleuse*. L'élément caractéristique de l'ovaire, le *follicule* (*follicule de Graaf*) est constitué. Le stroma conjonctif concourt à la formation des follicules en se glissant entre eux et en les isolant les uns des autres, d'abord sous la forme de cordons ovariens composés de nombreux follicules disposés bout à bout (cordons de Pflüger), puis en découpant ces cordons en follicules isolés. En même temps, le stroma s'étend au-dessous de la surface de l'ovaire, dont les cellules épithéliales superficielles forment une couche de revêtement continue, l'épithélium ovarique.

L'ovogonie s'accroît, la membrane granuleuse s'épaissit, se stratifie et secrète autour de l'ovogonie une enveloppe anhiste, la *zone pellucide* qui deviendra plus tard la membrane propre de l'ovule. Au milieu des couches superposées de la membrane granuleuse se produit un clivage partiel; les couches clivées s'écartent l'une de l'autre par l'interposition entre elles d'un liquide légèrement albumineux, la *liqueur folliculaire*. Le follicule comprend alors une enveloppe épithéliale continue formée par la couche externe de la membrane granuleuse, une cavité remplie de liquide et, attachée à un point de la couche externe, l'ovogonie revêtue des cellules épithéliales internes de la granuleuse, formant le *cumulus proliger* des anciens auteurs. L'ovogonie est devenue maintenant un *oocyte*, elle restera en cet état jusqu'au moment de la formation des globules polaires, c'est-à-dire au moment de la fécondation de l'ovule.

Dès que les follicules ont atteint une certaine grosseur, et avant la formation du liquide folliculaire, le stroma conjonctif de l'ovaire leur forme une enveloppe spéciale, la *thèque*, placée en dehors de la granuleuse et qui com-

prend elle-même deux couches : une interne plus molle, formée de grosses cellules et de nombreux capillaires sanguins, la *thèque interne*, une externe plus dure, fibreuse, la *thèque externe*. Les vaisseaux de la *thèque interne* forment un réseau serré, sauf au niveau du pôle externe du follicule, saillant à la surface de l'ovaire, et qu'ils n'atteignent pas. Il y a là un point blancâtre, le *stigma* au niveau duquel se fait la rupture du follicule. Les follicules ne se développent pas tous en même temps, et dans les ovaires de tous les animaux, même âgés, on trouve des follicules primordiaux renfermant des ovogonies et des follicules presque mûrs avec un liquide folliculaire abondant et un ovocyte. Suivant que les follicules sont très volumineux ou très petits par rapport au stroma, l'ovaire a la forme d'une grappe ou celle d'une glande compacte, ovoïde, dont la surface est à peine bosselée au moment de la repro-

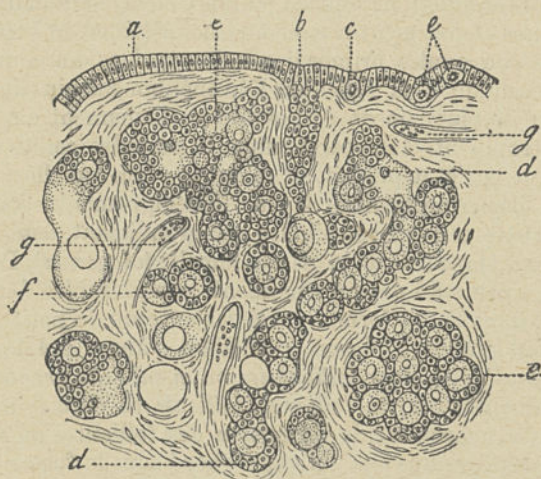


FIG. 266. — Coupe transversale de l'ovaire d'une enfant nouveau-née, d'après WALDEYER.
a., épithélium germinatif; — b. et d., cordons ovigènes; — c., ovules primordiaux; — e., amas de follicules primordiaux; — f., follicules primordiaux isolés; — g. g., vaisseaux sanguins.

duction par la saillie des follicules mûrs. C'est la structure ordinaire de l'ovaire des Mammifères; cependant certains d'entre eux (Truie) ont des follicules assez saillants pour donner presque un ovaire en grappe.

D'après ce qui a été dit, cellules folliculaires et ovules ont la même valeur morphologique et sont tous deux des cellules germinales. Cette opinion n'a pas toujours été admise, et l'on pensait à un moment donné que les cellules folliculaires étaient tout à fait différentes des ovules et provenaient du corps de Wolff. Il n'en est rien, on trouve bien dans l'ovaire des Mammifères des cordons épithéliaux venus du corps de Wolff, les *cordons médullaires*, mais ils sont limités strictement au stroma et n'atteignent jamais l'épithélium germinatif avec lequel ils n'ont rien à faire. Leur formation sera expliquée à propos des conduits génitaux.

Le testicule se forme de la même manière. L'épithélium germinatif se développe ici en cordons allongés qui pénètrent dans le stroma, mais les différenciations des grosses cellules sont plus tardives, et il est par suite plus difficile de

distinguer sur les coupes les cellules des cordons germinaux de celles du stroma qui en diffèrent peu, parce que la différenciation des fibres du tissu conjonctif n'est pas encore faite. Ces cordons restent tels pendant assez longtemps, ils se séparent ensuite de la surface de la glande, comme l'avaient fait les cordons ovariens, mais il se développe entre eux et l'épithélium de revêtement de la glande une épaisse lame fibreuse, l'*albuginée* qui donne au testicule un contour lisse et poli. Les cordons germinaux du testicule développent comme ceux de l'ovaire deux sortes de cellules, les cellules épithéliales ou de soutien (cellules de Sertoli) comparables aux cellules folliculeuses, et les cellules séminales (spermatogonies, spermatocytes, spermatides) comparables aux ovogonies, ovocytes ou ovules. Mais, cellules épithéliales et cellules séminales sont aussi de même valeur morphologique. Leur répartition est très variable, suivant les moments de la reproduction; avant l'établissement de la maturité sexuelle les tubes séminifères renferment beaucoup de cellules épithéliales et peu de grosses cellules germinales. Au moment où va s'établir la puberté il se fait une poussée de cellules germinales, mais qui n'aboutit pas à un résultat parfait et ne donne pas de vrais spermatozoïdes (préspermatogénèse, PRENANT), enfin les cellules germinales évoluent régulièrement et donnent les spermatogonies, spermatocytes et spermatides nécessaires à la formation des spermatozoïdes. les cellules de soutien sont alors peu nombreuses dans les tubes séminifères, Lorsque la spermatogénèse s'arrête elles reprennent au contraire le dessus, et il en est de même dans les cas où la spermatogénèse ne s'établit pas (ectopie, castration incomplète). Les tubes séminifères des Mammifères forment des spermatozoïdes dans toute leur longueur. Chez d'autres animaux il se forme le long de ces tubes de petites ampoules au niveau desquelles seulement naissent les spermatozoïdes, le reste du tube séminifère sert seulement à leur évacuation. Contrairement à l'ovaire qui évacue ses produits à sa surface, le testicule ne peut pas les évacuer ainsi (au moins dans l'immense majorité des cas) et les verse dans des conduits qui lui sont fournis par le corps de Wolff.

ARTICLE II. — CONDUITS GÉNITAUX.

Pour l'évacuation des produits génitaux on peut rencontrer chez les Vertébrés les trois dispositions suivantes : 1° Il n'y a point de conduits génitaux propres, les produits sexuels sont versés dans la cavité coelomique et passent au dehors par des pores abdominaux; 2° les conduits génitaux mâle et femelle dérivent plus ou moins directement de l'appareil urinaire primitif (mésonéphros); 3° les conduits génitaux n'ont rien à faire avec l'appareil urinaire.

Le premier cas s'observe chez les Cyclostomes et chez un Sélacien (*Læmargus*). Le deuxième est de beaucoup le plus fréquent, il se rencontre chez les Sélaciens, les Ganoïdes, les Dipneustes, les Amphibiens et les Amniotes. Le troisième est particulier aux Téléostéens.

Si l'on réfléchit que les Cyclostomes forment un groupe très spécial parmi les Vertébrés (voy. III^e partie, p. 594) et que les Téléostéens sont une branche spécialisée des Ganoïdes, auxquels les relie de nombreuses transitions (aussi bien pour ce qui regarde l'appareil génital que pour le reste de l'organisation), on voit que la disposition fondamentale typique de l'appareil génital des Vertébrés est celle dans laquelle les conduits génitaux dérivent de l'appareil urinaire.

On peut ensuite distinguer dans cette forme deux cas particuliers : 1° les conduits génitaux mâle et femelle dérivent directement du conduit excréteur du mésonéphros (canal de Wolff), qui se dédouble en un canal mâle (canal de Wolff proprement dit, *canal déférent*) et en un canal femelle (*canal de Müller*); c'est le cas des Sélaciens; 2° le conduit mâle est formé par le canal de Wolff, comme dans le cas précédent, mais le canal de Müller n'est pas produit par un dédoublement du canal primitif, il naît d'une gouttière épithéliale développée à la surface du mésonéphros, qui se ferme ensuite en un canal et s'allonge caudalement en suivant le canal de Wolff. C'est le cas pour tous les autres Vertébrés présentant un canal de Müller.

Quelle que soit d'ailleurs l'origine de ce dernier, on trouve toujours chez le mâle dans les Vertébrés du second groupe (Sélaciens, Ganoïdes, Amphibiens et Amniotes), une *union uro-génitale* très intime, qui consiste essentiellement en ce que : 1° des canaux efférents se développent entre une partie des canalicules du mésonéphros et les cordons séminifères; 2° les canalicules du mésonéphros qui forment les canaux efférents passent avec le canal de Wolff exclusivement au service de l'appareil génital; 3° entre les canaux efférents se développe une commissure longitudinale, le *canal marginal du mésonéphros* (W. FELIX), ou simplement le canal marginal, qui suit le bord interne du mésonéphros, parallèlement au canal déférent.

Pour W. FELIX, cette union uro-génitale se forme de trois parties indépendantes : 1° une partie mésonéphrique, 2° le canal marginal, 3° une partie génitale. La partie mésonéphrique est formée par un bourgeonnement des capsules de Malpighi des canalicules du mésonéphros ou des parties de ces canalicules voisines des glomérules. Le canal marginal apparaît comme un sillon du toit de la cavité générale entre le pli génital et le mésonéphros; il peut être considéré comme formé par des anastomoses longitudinales des canaux de complément. La partie génitale est fournie par l'épithélium germinatif. Les cordons qui forment cette dernière partie peuvent en outre dans certains cas être unis longitudinalement par une commissure qui siège plus ou moins haut dans l'épaisseur du pli génital et qui forme le canal testiculaire central. Ces anastomoses forment avec les canalicules transversaux un réseau plus ou moins régulier, le *rete testis*. L'indépendance des trois parties de l'union uro-génitale est démontrée pour W. FELIX, par le fait qu'elles peuvent se rencontrer chacune isolément; en effet, les deux parties mésonéphrique et génitale se développent ensemble chez les Sélaciens et chez les Amphibiens, la partie génitale existe seule chez les Mammifères (la mésonéphrique régressant), et c'est le contraire chez les Sauropsidés où la partie mésonéphrique se rencontre seule. Quant à l'indépendance du canal marginal, elle est prouvée par sa longueur souvent beaucoup plus grande que celle dans laquelle se fait l'union uro-génitale (Sélaciens), et il peut, d'autre part, déboucher indépendamment dans le cloaque (*Polypterus*, *Calamoichthys*).

L'union uro-génitale offre une distribution assez variable chez les Vertébrés. Il est probable que, primitivement, elle s'étendait comme les glandes génitales elles-mêmes sur toute la longueur du système excréteur (W. FELIX). Le grand nombre des canaux efférents des Ganoïdes (*Lepidosteus*) parle en faveur de cette hypothèse, mais la longueur de cette union s'est ensuite réduite en même temps que la glande génitale s'est concentrée sur un espace restreint, et la réduction a porté tantôt sur les canaux postérieurs (Sélaciens, Amphibiens, Amniotes), de façon que seule la partie craniale du mésonéphros parti-

cipe à cette union, ou bien elle a porté au contraire sur les canaux antérieurs, les postérieurs seuls servant à former l'union uro-génitale (Dipneustes). Dans ce cas, le nombre des canalicules du mésonéphros qui participent à l'union uro-génitale est très faible, il est de six chez *Lepidosiren*, d'un seulement chez *Protopterus*. La disposition de l'union uro-génitale est dans ce dernier cas très particulière. Il existe un canal longitudinal situé en partie en dedans, en partie en dehors du testicule. La partie testiculaire reçoit les canaux séminifères et répond à la partie génitale des canaux efférents (canal central testiculaire); il n'y a pas à ce niveau de portion mésonéphrique de l'union uro-génitale. La

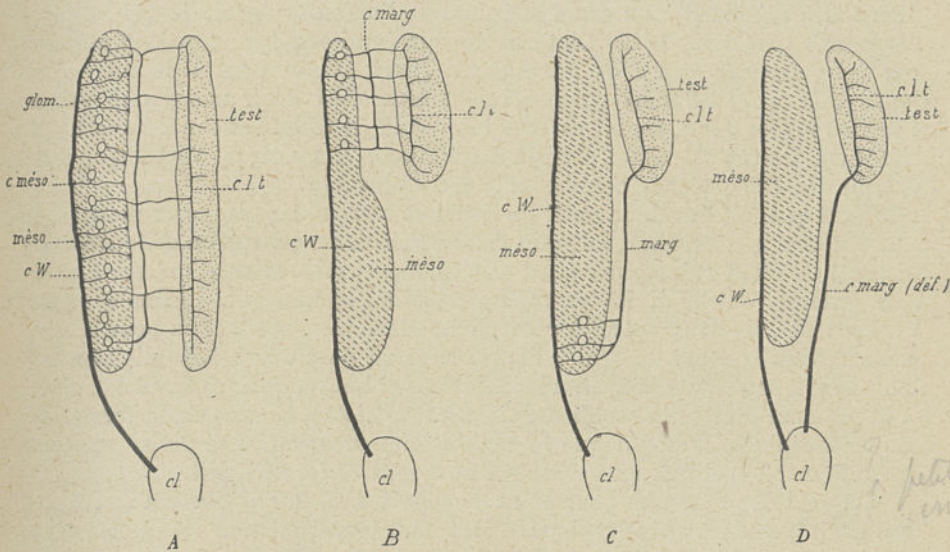


FIG. 267. — Schémas de l'union urogénitale chez les Vertébrés, construits d'après les données de W. FELIX.

A, type hypothétique primitif. — B, union uro-génitale se faisant par la partie craniale du mésonéphros (Sélaciens, Amphibiens, Amniotes). — C, union uro-génitale se faisant par la partie caudale (Dipneustes). — D, pas d'union uro-génitale, le canal marginal du mésonéphros devient canal déférent (Téléostéens).

cl., cloaque; — cl. t., canal longitudinal du testicule; — c. marg., canal marginal du mésonéphros; — c. méso., canalicule du mésonéphros; — glom., glomérule; — méso., mésonéphros; — test., testicule.

partie extra-testiculaire au contraire, qui répond au canal marginal, est unie aux canalicules du mésonéphros; mais comme cette union s'effectue par un très petit nombre de canalicules, le testicule s'émancipe de plus en plus du rein, et lorsque l'union s'effectue par un seul canalicule, comme chez *Protopterus*, le canal extra-testiculaire devenu le seul canal déférent est absolument séparé du rein et du canal de Wolff et s'ouvre à part dans le cloaque, disposition qui conduit, comme on le verra plus loin, à ce qui existe chez les Téléostéens.

Dans le sexe femelle, l'union uro-génitale s'ébauche seulement, les canaux efférents restent à l'état rudimentaire et n'entrent point en rapport avec les cordons ovariens. Le canal de Wolff n'est point relié à la glande génitale, et il s'atrophie plus ou moins complètement. Le canal de Müller, au contraire, s'élar-

git et subit des modifications plus ou moins compliquées, il devient le conduit vecteur des œufs qui arrivent jusqu'à lui en traversant une faible étendue du coelome et sont recueillis par son extrémité craniale ouverte, l'*orifice tubaire* ou *ostium abdominale*.

Comme on l'a vu, le canal de Müller se développe d'une manière différente chez les différents Vertébrés; il naît du dédoublement du canal de Wolff chez les Sélaciens, d'une gouttière coelomique indépendante de ce canal chez les autres. D'après W. FELIX, il est impossible de faire dériver cette dernière disposition de la précédente, et il est fort probable que le canal de Müller des Amphibiens et des Amniotes a une autre valeur que celui des Sélaciens. Peut-être répond-il à un canal marginal de l'union uro-génitale qui se développerait tantôt sur le bord interne du rein (vrai canal marginal), tantôt sur son bord externe (canal de Müller). On aurait alors un parallèle entre l'oviducte et le canal déférent qui pourraient tous deux avoir une double origine et venir tous les deux, tantôt du canal de Wolff (oviducte et canal déférent des Sélaciens), tantôt du canal marginal (oviducte des autres Vertébrés, canal déférent des Téléostéens), comme on le verra plus loin.

Quelle que soit la valeur réelle du canal de Müller dans les deux groupes, on peut toujours le considérer, au point de vue théorique, comme un dédoublement du canal de Wolff et imaginer que l'ancêtre des Vertébrés avait un canal excréteur primaire qui se divisa en *trois* canaux adjacents, l'un destiné à porter l'urine seule, les deux autres à recevoir les éléments sexuels; l'un pour le sexe mâle devint le canal de Wolff, l'autre le canal de Müller. Cette division est physiologiquement réalisée chez les Sélaciens et les Amphibiens Urodèles, grâce à la présence d'uretères wolffiens. Chez les Amniotes, à cause de la formation du métanéphros, il a suffi que le canal excréteur primaire se divise en deux pour donner les deux canaux sexuels, l'uretère étant formé à part.

On peut donc prendre pour point de départ dans la constitution de l'appareil génital des Vertébrés typiques l'état dans lequel existent côte à côte deux conduits sexuels, dérivés du mésonéphros, le canal de Wolff et le canal de Müller, et une liaison uro-génitale, complète chez le mâle, ébauchée seulement chez la femelle. Ces matériaux (canaux sexuels et union uro-génitale) suffisent pour expliquer les dispositions que l'on rencontre chez la plupart des Vertébrés. D'autre part, la connaissance de ce type fondamental permet de comprendre les dispositions observées chez les Téléostéens et de voir en quoi elles diffèrent de lui.

Chez les Téléostéens il n'existe point de canal de Müller et le sperme n'emprunte pas non plus le canal de Wolff comme voie d'excrétion, mais il se forme des conduits sexuels particuliers. L'oviducte naît de deux manières différentes: tantôt un sillon se creuse le long du pli génital, aussi bien sur sa partie germinale proprement dite que sur sa partie épigonale qui se prolonge en arrière, puis ce sillon se ferme en un tube qui s'ouvre à l'extérieur par un orifice placé en arrière de l'anus, c'est un *oviducte entovarique*. Tantôt le pli génital s'étale latéralement et se fusionne par ses bords avec le toit de la cavité coelomique en formant un tube analogue au précédent, mais *parovarique*, parce qu'il est situé d'un côté de l'ovaire et non dans son épaisseur. Le canal mâle naît aussi indépendamment de l'appareil urinaire. Sa formation est encore l'objet de discussions; pour W. FELIX, il dérive du canal marginal de l'union uro-génitale. On a vu plus haut que chez les Dipneustes, l'union uro-génitale se fait dans la partie caudale du rein et qu'elle s'établit par un seul canalicule chez le Protoptère.

Le canal marginal qui forme le canal collecteur du sperme ne communique plus avec le canal de Wolff que par ce seul canalicule, de sorte qu'il fournit la plus grande partie du canal déférent à la constitution duquel le canal de Wolff ne prend pour ainsi dire plus part. Un pas de plus est franchi chez certains Ganoïdes (*Polypterus*, *Calamoichthys*) et chez les Téléostéens où le canal marginal s'émancipant absolument du canal de Wolff débouche directement dans le cloaque. Le canal déférent est donc ici formé par le canal marginal, tandis qu'il provient chez les autres Vertébrés du canal de Wolff. Ainsi chez les Téléostéens et quelques Ganoïdes, l'oviducte et le canal déférent n'ont rien de commun avec les organes de même nom des autres Vertébrés.

Chez certains Téléostéens l'ovaire offre une disposition spéciale : au lieu de former comme un sac clos cranialement, ouvert caudalement, il forme simplement une gouttière ou même une masse pleine, et les œufs tombent dans le coelome. Ils sont ensuite reçus dans des entonnoirs péritonéaux, orifices de tubes courts comparables à des oviductes raccourcis, ouverts dans le coelome (*Osmerus*, *Mallotus*) et qui débouchent au dehors, ou bien ces canaux sont encore plus courts ou même manquent tout à fait (Salmonidés, Murénidés) et les œufs sont évacués par une ouverture paire ou impaire (pore génital) dérivée des pores abdominaux. Comme cette absence de voies génitales s'observe seulement chez les femelles dans les espèces en question, il est probable qu'il s'agit simplement d'une régression ou d'un arrêt dans le développement des plis ovariques qui forment d'habitude les oviductes, et non pas d'une disposition primitive analogue à celle qui existe chez les Cyclostomes.

Ces dispositions connues, il est aisé de comprendre la forme du mésonéphros dans les différents groupes. Chez les Anamniotes où il constitue l'organe urinaire définitif, le mésonéphros présente une forme qui varie avec la nature de la liaison uro-génitale. Là où cette liaison manque, comme chez les Téléostéens, ou se fait par la partie caudale (Dipneustes), le mésonéphros est régulier, allongé et occupe la plus grande partie de la cavité du tronc. Là où une liaison uro-génitale existe, il en est autrement. Chez les Amphibiens Urodèles qui offrent une disposition très primitive, le mésonéphros assez allongé se divise en deux parties se continuant régulièrement l'une dans l'autre : l'une craniale plus étroite, l'autre caudale plus large. Ces deux parties s'observent également chez les deux sexes, mais chez le mâle la partie craniale, encore plus grêle que chez la femelle, est passée tout entière au service de l'appareil génital ; elle forme un épидidyme, non encore distinct, il est vrai, et continu avec le reste du mésonéphros. Chez la femelle cette partie fonctionne comme le reste du mésonéphros et sert à l'excrétion.

Chez les Sélaciens et les Amphibiens Anoures, la partie craniale du méso-

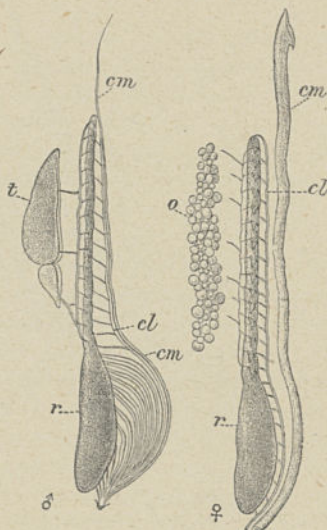


FIG. 268. — Organes génito-urinaires de *Triton vulgaris* mâle et femelle, d'après SPENGLER, emprunté à BOULENGER.

cl., canal de Leydig (uretère Wolfien); — c. m., canal de Müller (oviducte); — o., ovaire; — r., rein; — t., testicule.

néphros se sépare nettement de ce dernier chez les mâles et forme un épидидyme bien individualisé. Chez la femelle la partie correspondante s'atrophie plus ou moins et peut même disparaître totalement. La partie caudale du mésonéphros persiste seule et assume toute la fonction urinaire.

Chez les Amniotes où le métanéphros est l'organe urinaire définitif, le mésonéphros disparaît à peu près totalement. Sa portion craniale est cependant conservée chez le mâle où elle forme l'épididyme et se rencontre aussi chez les

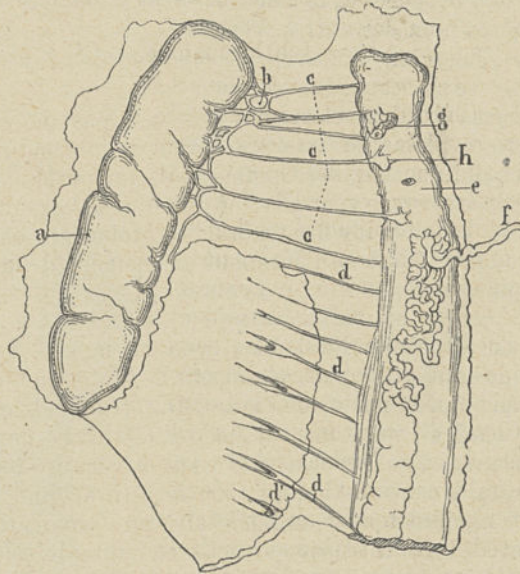


FIG. 269. — Portion antérieure de l'appareil uro-génital mâle de *Squatina vulgaris*, emprunté à BALBIANI, d'après SEMPER.

a., testicule; — b., rete testis; — c. c. c., vaisseaux efférents formés par les six premiers canaux segmentaires; — d. d. d., canaux segmentaires dont les cinq ou six derniers se terminent par des extrémités ouvertes, d'; — e., rein sexuel (épididyme); — f., canal déférent coupé à son origine, g, sur la tête de l'épididyme; — h., corpuscules de Malpighi auxquels aboutissent les vaisseaux efférents dans le rein sexuel.

femelles, mais simplement sous la forme d'un organe rudimentaire, l'*époophore* (WALDEYER), assez semblable à un épидидyme embryonnaire, et très développé chez les Mammifères où il constitue l'organe de Rosenmüller. Sa portion caudale s'atrophie toujours et ne laisse plus comme traces que de petits nodules ou des canalicules épithéliaux très courts placés dans le voisinage de la glande génitale et qui ont reçu le nom de paradidyme chez le mâle, de *paroophore* chez la femelle.

ARTICLE III. — ORIFICES GÉNITAUX. — CLOAQUE.

Si l'on met à part les Cyclostomes qui présentent, comme on l'a vu, des dispositions très particulières, on peut donner comme règle que, chez tous les autres Vertébrés, les conduits sexuels ne s'ouvrent jamais directement au

dehors, mais débouchent dans une dilatation de l'intestin terminal, le *cloaque*. Là où ce dernier manque chez l'adulte et où les conduits génitaux s'ouvrent directement au dehors, indépendamment de l'anus, il s'agit d'une disposition secondaire, qui succède à un cloaque existant chez l'embryon.

Le cloaque est donc partout un élément de la constitution de l'appareil uro-génital, mais sa disposition et ses rapports avec les conduits uro-génitaux diffèrent assez dans les principaux groupes pour qu'il soit nécessaire de les examiner à part.

1. — Ichthyopsidés.

Cyclostomes. — Chez les Cyclostomes il n'y a pas de cloaque, les deux canaux de Wolff se réunissent en arrière de l'anus en un conduit unique qui fait légèrement saillie sur une papille. Comme dans les parois latérales de cette papille débouchent les pores génitaux, on lui donne le nom de papille uro-génitale. Les bords de la papille uro-génitale se prolongent chez le mâle en un tube protractile, qui se déploie à l'extérieur au moment de la reproduction et sert d'organe copulateur.

Poissons. — Chez tous les Poissons il y a au moins chez l'embryon un véritable cloaque, c'est-à-dire un élargissement de l'intestin terminal sur lequel débouchent, indépendamment l'un de l'autre, du côté dorsal, les conduits excréteurs primaires. Chez les Téléostomes ce cloaque est divisé horizontalement en deux parties superposées, par la formation d'une cloison uro-rectale qui produit une chambre ventrale, continuation du tube digestif et qui s'ouvre au dehors par l'anus, et une chambre dorsale, uro-génitale, qui s'ouvre en arrière de l'anus par un orifice spécial. La constitution de cette chambre dorsale varie d'ailleurs beaucoup suivant la manière dont se comportent les conduits génitaux par rapport aux conduits urinaires. Chez les Ganoïdes les deux conduits urinaires se réunissent à leur extrémité terminale et forment souvent un élargissement vésiculaire, la vessie qui s'ouvre au dehors, derrière l'anus, par un orifice porté sur une papille. Les conduits génitaux débouchent dans les conduits urinaires avant qu'ils se réunissent pour former la vessie, ou dans l'extrémité craniale de cette dernière dont l'orifice externe devient ainsi un orifice uro-génital. De part et d'autre de ce dernier, entre lui et l'anus se trouvent deux pores abdominaux qu'il ne faut pas confondre avec les orifices de l'appareil uro-génital. Chez les Téléostéens il peut se rencontrer une disposition identique, ou bien quelquefois les conduits génitaux, au lieu de s'ouvrir dans les canaux urinaires, s'étendent plus loin caudalement, se fusionnent et viennent déboucher directement à l'extérieur par un orifice placé entre l'anus et l'orifice urinaire. Ce nouvel orifice génital doit être considéré comme un dédoublement de l'orifice uro-génital.

Chez les Sélaciens et les Dipneustes un cloaque existe toujours. L'intestin s'ouvre dans la portion craniale du cloaque, et sur la paroi dorsale de ce dernier se trouvent les orifices urinaires et les orifices génitaux séparés ou unis entre eux. Les orifices urinaires sont généralement distincts, les orifices génitaux sont souvent distincts aussi, surtout chez les femelles; chez les mâles, ils sont plus habituellement confondus et s'ouvrent sur une petite papille génitale placée en avant des orifices urinaires.

Il peut se rencontrer chez les Poissons des réservoirs comparables à des vessies urinaires, mais ils sont d'origines très diverses et ne répondent jamais à la vessie des Amniotes. Les uns sont formés par des renflements des canaux urinaires, comme c'est le cas pour les Téléostomes et pour les Sélaciens, ce sont donc des *vessies mésodermiques* (W. FELIX), c'est-à-dire formées par des organes d'origine mésodermique. Leur extension est très différente suivant les cas. Elles peuvent exister dans un sexe et manquer dans l'autre. Il se peut aussi que leur partie la plus caudale soit fournie par une portion du cloaque, c'est-à-dire par le feuillet entodermique; dans ce cas on a affaire à une vessie *ento-mésodermique*. Mais toujours ces vessies sont placées du côté dorsal du cloaque ou de l'intestin. Chez les Dipneustes il existe une petite vessie formée par la paroi ventrale du cloaque, et qui se rapproche par conséquent de celle que l'on trouve chez les animaux supérieurs.

Le cloaque des Poissons ne produit jamais d'organes copulateurs. Lorsque ceux-ci existent, ils dérivent des membres postérieurs (Sélaciens) ou bien du pourtour de la papille uro-génitale qui n'a rien de commun avec un cloaque (Lamproies).

En somme le cloaque des Poissons se distingue 1° parce qu'il est simple, ne tendant pas à se diviser en chambres spéciales pour les divers conduits qui y aboutissent, comme cela sera toujours le cas à partir des Reptiles; 2° parce que les conduits génitaux mâles y débouchent souvent par un orifice unique placé sur la ligne médiane dorsale (papille génitale), et enfin 3° par l'absence constante d'organes copulateurs dérivés de ses parois.

Amphibiens. — Chez les Amphibiens il se forme toujours un cloaque, sur les côtés de la paroi dorsale duquel débouchent les conduits excréteurs primaires. Sur la face ventrale de ce cloaque apparaît assez tard une évagination qui correspond à l'allantoïde des Vertébrés supérieurs, mais, contrairement à cette dernière, elle ne joue aucun rôle chez l'embryon et forme simplement une vessie urinaire. Cette vessie (*vessie entodermique*, W. FELIX) n'est point directement reliée aux conduits excréteurs de l'urine. Celle-ci parvient dans la vessie grâce au rapprochement habituel des deux parois ventrale et dorsale du cloaque qui amène les orifices urinaires au voisinage de celui de la vessie.

Les orifices génitaux et urinaires s'ouvrent indépendamment les uns des autres sur le toit du cloaque à droite et à gauche de la ligne médiane, les orifices des conduits génitaux sont cependant parfois fusionnés et débouchent alors sur une papille dorsale et médiane du cloaque. Ce dernier est toujours simple, c'est-à-dire a une forme ovale régulière, sans aucune tendance à une subdivision en chambres, comme on le verra au contraire chez les Reptiles.

Les conduits génitaux offrent une grande simplicité. Les deux conduits sexuels, conduit de Wolff et conduit de Müller, se rencontrent d'habitude dans les deux sexes chez l'adulte (Urodèles, Apodes), l'un restant naturellement à l'état rudimentaire. Le conduit de Müller s'ouvre par un orifice tubaire placé dans l'extrémité craniale du coelome, il est droit et mince chez les jeunes; à l'époque de la maturité sexuelle il s'épaissit et s'allonge beaucoup, se plissant alors en circonvolutions nombreuses, comparables à celles de l'intestin. Ses parois sont munies de glandes, et sa partie terminale se renfle souvent avant d'arriver dans le cloaque en une dilatation ovoïde qui simule un utérus.

2. — Amniotes.

Chez tous les Amniotes on observe dans l'embryon une disposition identique du cloaque. L'intestin terminal se renfle en un cloaque interne entodermique, sur lequel débouchent cranialement l'intestin du côté dorsal, l'allantoïde du côté ventral. L'allantoïde est donc ici une évagination de la paroi ventrale du cloaque entodermique comparable à celle qui existe chez les Amphibiens, mais contrairement à celle-ci, au lieu de rester contenue dans la cavité du corps, elle se prolonge beaucoup en dehors de celle-ci et forme une grande vésicule extra-embryonnaire, dont le pédicule seul est intra-abdominal. A cause de cela, l'allantoïde paraît insérée sur la face craniale du cloaque interne plutôt que sur sa face ventrale. Le canal excréteur primaire (canal de

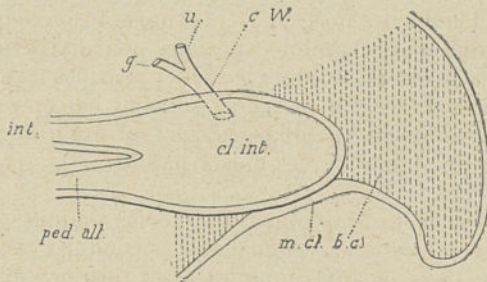


FIG. 270. — Schéma du cloaque interne chez les embryons d'Amniotes.

b. c., bourgeon caudal; — cl. int., cloaque interne; — c. W., canal de Wolff; — int., intestin; — m. cl., membrane cloacale; — g., conduit génital; — u., conduit urinaire; — ped. all., pédicule de l'allantoïde.

Wolff) s'ouvre dans la moitié craniale du cloaque, sur le côté dorso-latéral. Lors de la formation du métanéphros, l'uretère se sépare du conduit excréteur primaire devenu génital et débouche à côté de lui, sans s'en écarter tout d'abord (Sauropsidés, Monotrèmes), ou subit une migration plus ou moins étendue (Marsupiaux et Placentaires). Le cloaque entodermique se prolonge d'abord caudalement dans l'intestin post-anal, lorsque ce dernier existe, mais à la suite de sa disparition qui ne tarde guère à se produire, il est entièrement clos en arrière; ventralement, il est fermé par une membrane épithéliale, la *membrane cloacale*, formée par l'accolement de l'ectoderme et de l'entoderme (fig. 270). Cette membrane s'épaissit beaucoup par la suite et devient le *bouchon cloacal* (TOURNEUX) qui ferme pour un temps ce cloaque interne et constitue ainsi une portion de la paroi ventrale de l'embryon, laquelle est primitivement continue et sans ouverture. Pour certains auteurs, le mélange de l'ectoderme et de l'entoderme dans le bouchon cloacal est absolument intime et l'on ne peut reconnaître la part qui revient à chacun d'eux. Pour d'autres ces feuilletts se distinguent bien, et l'ectoderme constitue au contraire de beaucoup la plus grande partie de l'épaisseur du bouchon cloacal, aussi lorsqu'il disparaîtra pour donner lieu à la formation des orifices qui lui succèdent, il laissera une sorte de couloir d'origine ectodermique, le *cloaque externe*, dont l'étendue et l'importance sont

très variables, mais qui existe toujours. Le cloaque interne s'ouvre dans le cloaque externe par résorption de la portion entodermique de la membrane cloacale.

Telle est la disposition primitive des parties, commune à tous les Amniotes,

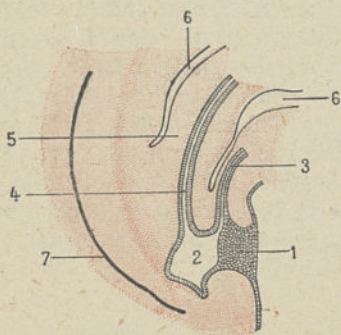


FIG. 271. — Le bouchon cloacal, sur une coupe sagittale d'un embryon de 75 millimètres, d'après TOURNEUX.

- 1, bouchon cloacal; — 2, cloaque interne; — 3, allantoïde; — 4, intestin; — 5, couche mésodermique de l'intestin; — 6, cavité péritonéale; — 7, chorde dorsale.

mais l'utilisation secondaire de ces matériaux est très différente chez les Sauropsidés et chez les Mammifères, et conduit à des résultats opposés, que l'on peut caractériser brièvement en disant que chez les Sauropsidés, le cloaque se divise simplement — par des plis transversaux plus ou moins développés — en chambres successives, placées d'avant en arrière et communiquant entre elles, les conduits génitaux droit et gauche restent distincts l'un de l'autre sur toute leur longueur et s'ouvrent, près des uretères, sur le toit de la cavité cloacale. Chez tous les Mammifères au contraire, le cloaque est divisé par une lame frontale en deux chambres superposées, l'une dorsale, le rectum, l'autre ventrale, le sinus uro-génital; les conduits génitaux s'écartent plus ou moins des uretères, puis se rapprochent l'un de l'autre sur le côté ventral de l'intestin et tendent à se fusionner sur une longueur variable,

cette fusion étant toujours réalisée chez les plus élevés dans la femelle. Mais à côté de ces différences essentielles prennent place une série de modifications également importantes qui doivent être étudiées à part en détail dans les divers groupes.

Sauropsidés. — Chez beaucoup d'entre eux (Oiseaux, Crocodiliens, Serpents et quelques Sauriens) le pédicule allantoïdien, inséré sur la face ventrale du cloaque, s'atrophie et disparaît en totalité, de sorte que le cloaque entodermique ne reçoit que le rectum, et dans sa paroi dorso-latérale les orifices des uretères et des conduits génitaux qui sont séparés les uns des autres et distincts. Mais le cloaque ne garde jamais la forme simple d'un ovoïde régulier qu'il avait chez l'embryon et présente toujours une subdivision plus ou moins marquée.

Le cas le plus compliqué, et que l'on doit connaître d'abord pour bien définir les différentes parties qui peuvent dériver du cloaque, se présente chez les Oiseaux.

Chez ces animaux (GADOW) le cloaque se divise en trois chambres qui sont en allant d'avant en arrière : le *coprodæum*, l'*urodæum*, le *proctodæum*. Le *coprodæum* est un élargissement sacciforme de l'intestin terminal, tapissé par la muqueuse intestinale et qui sert à l'accumulation des excréments. Il est séparé de l'intestin par un bourrelet circulaire plus ou moins saillant, de l'*urodæum* par un repli transversal en forme de croissant, plus développé du côté ventral et latéralement que du côté dorsal. L'*urodæum* ou chambre urinaire est la moins grande des trois divisions du cloaque. Il est limité cranialement par le pli en croissant qui le sépare du *coprodæum*, caudalement par un autre repli également en forme de croissant, mais plus prononcé du côté dorsal et sur les

côtés qu'en bas. L'urodæum reçoit dans sa partie dorsale les conduits urinaires et les conduits génitaux. Chez la plupart des Oiseaux l'urine ne s'y accumule pas, mais passe dans le coprodæum où elle se mélange aux excréments. Chez l'Autruche, au contraire, elle passe dans le proctodæum et se collecte dans une

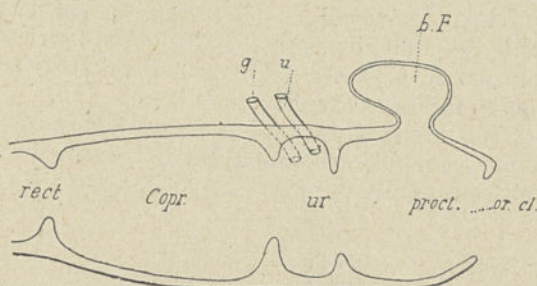


FIG. 272. — Schéma du cloaque des Oiseaux (coupe sagittale), d'après Gadow.

b. F., bourse de Fabricius; — copr., coprodæum; — g., conduit génital; — or. cl., orifice cloacal; — proct., proctodæum; — rect., rectum; — ur., urodæum; — u., conduit urinaire.

évagination dorsale de ce dernier, la bourse de Fabricius, qui, fortement dilatée, sert chez cet animal de vessie urinaire. La troisième chambre ou proctodæum est tapissée par une muqueuse en continuité directe avec la peau, elle est limitée craniallement par le repli uro-proctodéal, caudalement par le sphincter cloacal. Le proctodæum présente chez tous les Oiseaux, à sa face dorsale, un diverticule plus ou moins développé, la bourse de Fabricius, dont les parois renferment de

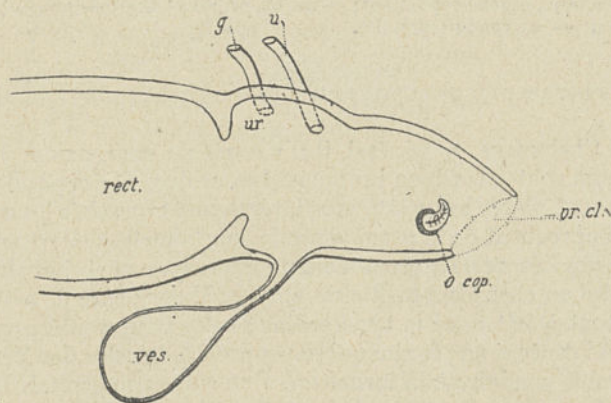


FIG. 273. — Schéma du cloaque d'un Lézard.

g., conduit génital; — or. cl., orifice cloacal; — o. cop., organe copulateur; — rect., rectum; — u., conduit urinaire; — ur., urodæum; — ves., vessie.

nombreux follicules clos, et qui peut exceptionnellement, comme on vient de le voir, remplir le rôle de vessie urinaire.

Chez les autres Sauropsidés les chambres cloacales sont moins nombreuses. Chez le Lézard il n'y a pas de coprodæum, et l'intestin se poursuit jusque vers

l'urodæum. Ce dernier n'est bien net que dans la partie dorsale du cloaque et n'est pas limité caudalement par un repli uro-proctodéal, de sorte que, en dehors de la petite cupule dorsale qui représente l'urodæum, le cloaque forme une cavité unique et continue. A sa face ventrale existe une vessie urinaire formée par le pédicule allantoïdien et qui est entièrement séparée des uretères appelés à cause de cela uretères hypocystiques. Cette vessie, qui ne correspond qu'à une partie de celle des Amphibiens, est d'ailleurs de fonction assez énigmatique, car l'urine paraît chez ces animaux à demi solide et formée d'une bouillie urique qui se mêle aux excréments.

Chez les Crocodiles, le coprodæum et l'urodæum sont fusionnés en une vaste chambre ovoïde, sur les parois dorso-latérales de laquelle débouchent les conduits génitaux et les conduits urinaires. Le proctodæum, bien distinct, porte

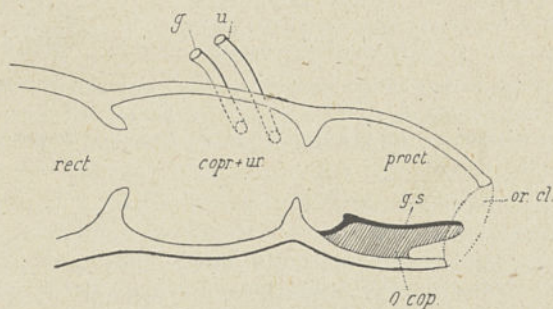


FIG. 274. — Schéma du cloaque d'un Crocodile.

copr + ur., coprodæum et urodæum fusionnés; — *g.*, conduit génital; — *g. s.*, gouttière spermière; — *o. cop.*, organe copulateur; — *or. cl.*, orifice cloacal; — *proct.*, proctodæum; — *rect.*, rectum; — *u.*, conduit urinaire.

sur son plancher un organe copulateur dont on parlera plus loin. Il n'y a pas de vessie.

Chez les Chéloniens, en général, il n'y a pas de coprodæum, l'urodæum et le proctodæum sont assez bien indiqués. Les orifices des conduits génitaux et des uretères sont placés beaucoup plus latéralement que chez les autres Sauropsidés et se rapprochent de la paroi ventrale, sur laquelle s'ouvre une vessie analogue à celle des Lézards. Le proctodæum renferme un pénis impair comme celui des Crocodiles ou chez les femelles un clitoris. Mais, à côté de cette disposition qui rentre tout à fait dans le type ordinaire des Sauropsidés, on a rencontré chez quelques espèces une forme qui se rapproche de celle des Vertébrés supérieurs et semble conduire à la formation d'un sinus uro-génital. Dans les deux sexes chez *Emys lutaria*, et chez le mâle seulement chez *Chelonia midas* et *Testudo græca*, il se fait un cloisonnement frontal du cloaque entodermique qui, partant de l'angle compris entre le rectum et le pédicule de l'allantoïde, s'arrête immédiatement après avoir dépassé l'uretère du côté caudal. Il se produit alors comme le montre la figure 275, *B*, une véritable cavité uro-génitale très courte, dans laquelle débouchent les canaux génitaux, les uretères et la vessie. Cette cavité s'ouvre largement en arrière dans le proctodæum, mais les bords de son ouverture se continuent sur le plancher cloacal avec les bords de la gouttière dorsale du pénis, et comme chez le vivant cette gouttière peut se transformer

en un tube par rapprochement de ses bords, il se produit lors de l'accouplement un conduit uro-génital partout continu. W. FELIX rapproche cette disposition de ce qui existe chez les Monotrèmes, d'autant plus que la vessie de ces Tortues paraît être formée comme l'est celle des Monotrèmes par une évagination de la paroi ventrale du conduit uro-génital, et non par le pédicule allantoïdien qui aurait préalablement disparu.

Quelque intéressant que soit ce rapprochement, on ne peut pas supposer

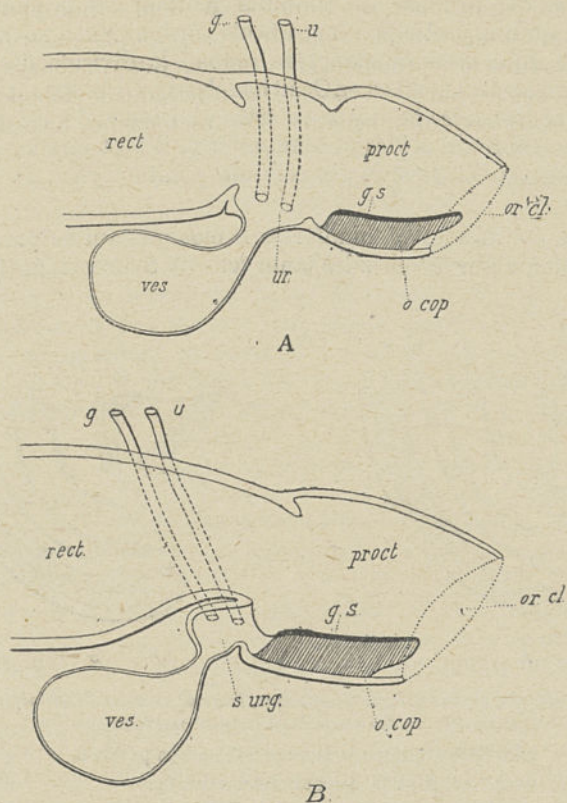


FIG. 275. — Schémas du cloaque chez les Chéloniens.

A, type commun. — B, type spécial.

g., conduit génital; — g.s., gouttière séminigère; — or. cl., orifice cloacal; — o. cop., organe copulateur; — proct., proctodæum; — rect., rectum; — ur., urodæum; — s. ur. g., sinus uro-génital; — ves., vessie.

qu'il s'agisse là de la forme initiale de l'appareil génital des Mammifères, parce qu'il n'y a pas de liens généalogiques entre ces deux groupes d'animaux, et parce que cette disposition n'altère pas profondément le type sauropsidien du cloaque; le sinus uro-génital des Tortues en effet existe à peine comme organe distinct et ne sert pas chez la femelle à l'accouplement qui se fait toujours dans le proctodæum, c'est-à-dire dans une chambre qui est la continuation directe du tube digestif, et placée sur le même axe que ce dernier.

Chez tous les Mammifères, au contraire, il se forme un sinus uro-génital bien distinct, placé ventralement au rectum, et les conduits génitaux se déplaçant dans le même sens que le sinus, arrivent eux-mêmes sur le côté ventral du tube digestif où se trouve toujours la chambre copulatrice quelle qu'elle soit. Cette chambre est en effet formée de parties un peu différentes suivant les cas : constituée uniquement par le sinus uro-génital chez les Monotrèmes, formée en grande partie aussi par ce dernier chez les Marsupiaux, elle est au contraire presque exclusivement produite chez les autres Mammifères par la fusion en un vagin de l'extrémité caudale des conduits génitaux, et le sinus uro-génital n'en forme plus qu'une partie peu importante, insignifiante même, le *vestibule du vagin*. A ces différences de structure répond la division des Mammifères proposée jadis par DE BLAINVILLE en Ornithodelphes, Didelphes et Monodelphes. Mais pour bien comprendre la valeur de cette division et les comparaisons que l'on peut faire entre Sauropsidés et Mammifères, il faut étudier plus spécialement la disposition du cloaque et des conduits génitaux chez ces derniers.

Mammifères. — Chez les Mammifères, le cloaque, qui se présente d'abord avec la disposition observée chez les embryons de Sauropsidés (fig. 270), ne se

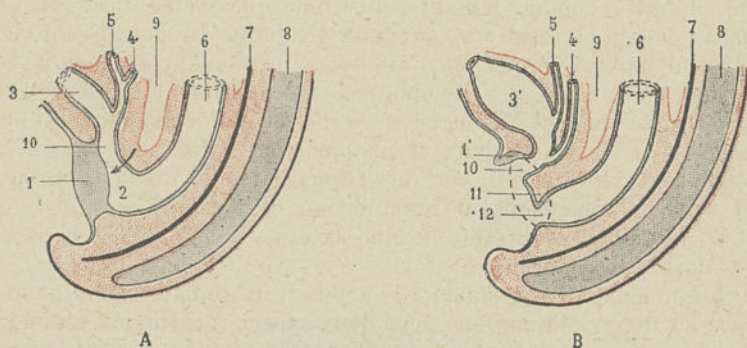


FIG. 276. — Schémas du cloisonnement du cloaque interne chez les Mammifères Monodelphes, faits sur des coupes sagittales d'embryon.

La flèche indique la marche de l'éperon périnéal.

A et B, deux stades successifs.

1, bouchon cloacal; — 1', lame uréthrale du même; — 2, cloaque interne; — 3, allantoïde; — 3', vessie; — 4, canal de Wolff; — 5, urètre; — 6, intestin; — 7, chorde dorsale; — 8, moelle; — 9, cavité péritonéale; — 10, sinus uro-génital; — 11, périnée; — 12, anus.

divise jamais par des plis transversaux, mais par une lame frontale, la lame uro-rectale, qui partant de l'angle compris entre le pédicule de l'allantoïde et le rectum, s'avance caudalement, divisant le cloaque en deux chambres superposées dorso-ventralement, et non plus dans le prolongement l'une de l'autre, comme celles des Sauropsidés. L'une de ces chambres placée dorsalement continue l'intestin, c'est la chambre rectale ou tout simplement le rectum, l'autre ventrale continue en arrière le pédicule de l'allantoïde; comme elle reçoit, dans sa partie craniale, le canal excréteur primaire d'où sortiront plus tard l'urètre et le canal génital, on lui donne le nom de *sinus uro-génital*.

La formation de la cloison uro-rectale est encore l'objet de discussions,

pour certains embryologistes elle résulte de la jonction sur la ligne médiane de deux replis frontaux, latéraux, qui s'avancent l'un vers l'autre et se soudent en commençant par leur extrémité craniale; pour les autres, il y a un seul pli frontal, continu dans toute la largeur et qui s'avance caudalement en partant de l'angle compris entre l'allantoïde et le rectum. Ce pli serait simplement produit par l'accroissement et l'allongement dans le sens caudal de l'éperon qui sépare ces deux conduits, l'*éperon périnéal*. L'éperon périnéal comprend deux lames épithéliales, l'une uro-génitale, l'autre rectale, séparées l'une de l'autre par du mésoderme qui fournit les parties fibreuses et musculaires entrant dans la constitution de la cloison uro-rectale définitive. Il est plus ou moins épais à son extrémité distale qui forme le périnée, particulièrement développé chez l'Homme en raison de la station debout. L'étendue de l'allongement de l'éperon périnéal est mal précisée. Peut-être cloisonne-t-il le cloaque entodermique dans toute son étendue; peut-être s'arrête-t-il à quelque distance de la membrane cloacale, de manière à laisser une partie indivise du cloaque primitif qui deviendrait le cloaque définitif de certains Mammifères. Mais la nature de ce dernier n'est pas parfaitement claire, et tandis que certains auteurs pensent que chez les animaux où il est le plus développé (Monotrèmes), le cloaque définitif comprend au moins une partie du cloaque interne (MAX WEBER), d'autres comme KEIBEL admettent que même chez ces animaux (*Echidna*) l'éperon périnéal parcourt toute l'étendue du cloaque entodermique et qu'il existe un vrai périnée, bien que très mince; quant au cloaque, ce serait une acquisition nouvelle. Un cloaque recevant à la fois le sinus uro-génital et le rectum existe chez les Monotrèmes où il est très développé; il est beaucoup plus court chez les Marsupiaux et manque tout à fait aux autres Mammifères, sauf certains Édentés, certains Insectivores et quelques Rongeurs. Il répond vraisemblablement au proctodæum des Sauropsidés et comprend comme ce dernier la totalité du cloaque externe, si même il n'est pas exclusivement fourni par ce dernier.

Le cloisonnement du cloaque et l'évolution du sinus uro-génital se présentent chez les divers Mammifères sous deux aspects principaux répondant à la division de ces derniers en Prototheria et Eutheria. Dans les Prototheriens (Monotrèmes), les uretères et les conduits génitaux gardent une disposition qui rappelle celle des Sauropsidés; dans les Euthériens, ils en diffèrent beaucoup, la partie craniale du sinus uro-génital subit une évolution compliquée, mais cette évolution s'opère suivant deux types distincts, chez les Marsupiaux et chez les Placentaires. Étudions à part les deux modifications essentielles, des voies terminales et des orifices génitaux.

a. Prototheria. — Chez les Monotrèmes les choses restent à peu près en l'état qui vient d'être dit. C'est-à-dire que le rectum et le sinus uro-génital séparés l'un de l'autre débouchent sur un cloaque commun assez développé. Les canaux génitaux et les uretères s'ouvrent les uns à côté des autres à l'extrémité craniale du sinus uro-génital et sur son côté dorsal, les uretères sur la ligne médiane, au sommet d'une papille saillante; les conduits génitaux latéralement et un peu en avant d'eux (cranialement). La vessie ne continue pas la direction du sinus uro-génital comme elle le fait chez les autres Mammifères, mais elle est implantée perpendiculairement sur ce dernier, comme si elle résultait d'une évagination de sa paroi ventrale faite vis-à-vis de la papille urinaire. Les uretères ne s'ouvrent donc point directement dans la vessie, mais gardent

vis-à-vis d'elle cette indépendance que l'on rencontre chez les Vertébrés inférieurs (uretères hypocystiques).

Chez la femelle, le sinus uro-génital est large et devient fonctionnellement un vagin. Les deux oviductes s'ouvrent indépendamment l'un de l'autre, au sommet du sinus uro-génital, comme ceux des Oiseaux dans l'urodæum. C'est à cette indépendance des conduits génitaux que faisait allusion DE BLAINVILLE, lorsqu'il proposait le terme d'Ornithodelphes pour désigner les Monotrèmes. On voit que la comparaison n'est justifiée que pour les conduits génitaux et surtout à cause de l'opposition que forme leur indépendance avec la soudure qu'ils montrent au contraire chez les autres Mammifères, mais elle n'est plus juste si l'on envisage l'ensemble de l'appareil génital qui offre déjà des caractères

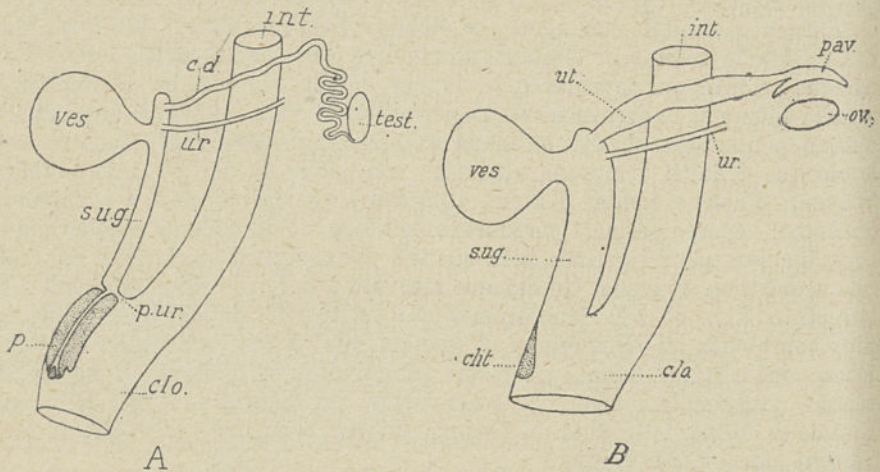


FIG. 277. — Appareil génital des Monotrèmes (schématique).

A, appareil mâle. — B, appareil femelle.

clit., clitoris; — *clo.*, cloaque; — *c. d.*, canal déférent; — *int.*, intestin; — *ov.*, ovaire; — *p.*, pénis; — *pav.*, pavillon de la trompe; — *p. ur.*, pore urinaire; — *s. u. g.*, sinus uro-génital; — *test.*, testicule; — *ur.*, uretère; — *ut.*, utérus; — *ves.*, vessie.

mammaliens très marqués. Le terme créé par DE BLAINVILLE caractérise donc simplement un trait de l'organisation des Monotrèmes et met bien en lumière la différence qui existe entre les conduits génitaux de ces derniers et ceux des autres Mammifères, mais ne s'appliquant qu'à une partie de l'appareil génital, il ne peut aucunement indiquer une relation prochaine et surtout génétique entre les deux types d'organisation qu'il rapproche, et qui s'écartent d'autre part par des caractères essentiels. Dans la paroi ventrale du cloaque se développe un organe copulateur petit et rudimentaire, le *clitoris*.

Chez le mâle la disposition est essentiellement la même; le sinus uro-génital est seulement moins large. Il existe à la face ventrale du cloaque un organe copulateur (*pénis*) creusé d'un tube séminigère qui arrivé à l'extrémité distale du pénis se divise en un certain nombre de branches s'ouvrant à l'extérieur comme les trous d'une pomme d'arrosoir. A son extrémité proximale le canal séminigère communique avec le sinus uro-génital qui débouche

lui-même dans le cloaque par un petit pore urinaire placé immédiatement en avant de la racine du pénis. A l'état habituel l'urine coule dans le cloaque par le pore urinaire qui se ferme au contraire lors de la copulation, ne laissant d'autre voie d'issue au contenu du sinus uro-génital que le canal pénien.

b. Eutheria. — Chez les Monotrèmes les conduits génitaux gardent en somme une disposition assez voisine de celle qu'ils avaient chez l'embryon. Il en est autrement à partir des Marsupiaux, et les différences qui interviennent amènent de grands changements dans le sinus uro-génital. Au début, le canal excréteur primaire débouche sur le côté de l'extrémité craniale du sinus uro-génital qui forme à ce niveau une sorte d'extroflexion sur laquelle s'insère le canal (*Allantoisschenkel* de MIHALCOVICKS), tandis que la partie médiane du sinus uro-génital comprise entre les deux conduits excréteurs primaires se continue en avant dans le pédicule allantoïdien. Lorsque l'uretère et le conduit génital se séparent l'un de l'autre, ils ne restent pas voisins comme ils l'ont fait chez les Monotrèmes, mais s'écartent largement, les uretères émigrant plus ou moins loin dans le sens cranial (voy. fig. 278).

Cette migration des conduits urinaires entraîne la formation d'une partie nouvelle située entre leur embouchure actuelle et celle des conduits génitaux dans le sinus uro-génital. Cette partie nouvellement formée devient une portion de la vessie urinaire, sa portion proximale ou *trigone* de LIEUTAUD, le reste de la vessie (portion distale) étant fourni par le pédicule allantoïdien. En même temps les rapports des orifices urinaires et génitaux dans le sinus uro-génital deviennent très particuliers. Il se forme un orifice urinaire unique situé à l'extrémité caudale de la vessie, amincie en un petit canal, l'*urèthre*, et dorsalement à ce dernier se trouvent les orifices génitaux devenus distincts. Tout se passe comme si l'extrémité craniale du sinus uro-génital avait été élevée par une cloison frontale en deux moitiés, une ventrale formée par le col de la vessie et l'*urèthre*, l'autre dorsale formée par les conduits génitaux, au nombre de quatre chez l'embryon (deux conduits de Wolff et deux conduits de Müller), groupés en un cordon unique, le *cordón génital*. Le sinus uro-génital dans lequel s'ouvrent l'*urèthre* et les conduits génitaux ne répond donc pas exactement au sinus uro-génital de l'embryon, puisqu'il n'en représente que la partie caudale, non intéressée par la formation de la vessie, aussi certains auteurs proposent-ils, pour éviter toute confusion, de l'appeler *conduit uro-génital* (TOURNEUX). La migration craniale des uretères est plus ou moins importante; chez l'*Hyrax* (*Procavia*) elle s'étend jusqu'au sommet de la vessie sur lequel débouchent les uretères chez l'adulte. Dans ce cas toute la vessie dérive du sinus uro-génital, mais il n'en n'est pas toujours de même et l'allantoïde ou plutôt son pédicule prend presque toujours part à sa formation, dans une étendue variable suivant les espèces.

La disjonction des uretères et des conduits génitaux et la formation de la vessie qui en résulte s'accompagnent d'une diminution considérable du sinus uro-génital qui se réduit de plus en plus, ou plutôt qui ne se développe pas dans des proportions aussi grandes que les parties situées cranialement à lui, c'est-à-dire la vessie et les conduits génitaux. De plus la migration des uretères diffère chez les Marsupiaux et chez les Mammifères placentaires par un détail qui entraîne des conséquences très grandes dans la constitution définitive de l'appareil génital. Il y a toujours migration des uretères dans le sens cranial, mais chez les Marsupiaux, ils se portent en même temps en dedans des conduits

génitaux, *médialement* à eux, tandis que chez les Placentaires les uretères se portent en dehors, *latéralement* aux conduits génitaux. Il en résulte que chez les Marsupiaux, les uretères placés en dedans des conduits de Müller empêchent ces derniers de se réunir sur la ligne médiane, ce qu'ils peuvent faire au contraire chez les Placentaires, et de là dérive la différence essentielle de l'appareil génital de ces deux groupes, différence exprimée par les termes de Didelphes appliqué aux Marsupiaux et de Monodelphes donné aux Placentaires par DE BLAINVILLE. En effet, chez les Marsupiaux il y a deux vagins séparés, à cause de l'interposition des uretères, de plus le sinus uro-génital joue un rôle important et constitue toujours une partie des voies copulatrices. Chez les Monodelphes il y a au contraire un seul vagin et le rôle du sinus uro-génital comme organe copulateur chez la femelle est généralement très réduit; il ne forme guère en effet que le vestibule du vagin, extrêmement court chez la plupart des ani-

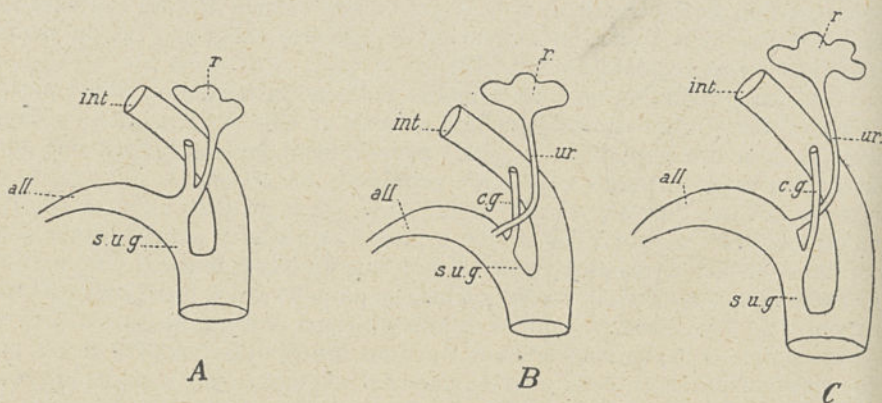


FIG. 278. — Schémas montrant la migration des uretères chez les Euthériens.

A, état primitif, chez l'embryon, avant la séparation de l'uretère et du conduit génital. — B, état consécutif chez un Placentaire, l'uretère est placé latéralement par rapport au conduit génital. — C, même stade chez un Marsupial, l'uretère est situé médialement par rapport au même conduit.

all., pédicule de l'allantoïde; — c. g., conduit génital; — int., intestin; — r., rein; — s. u. g., sinus uro-génital. — ur., uretère.

maux. Cependant chez l'Éléphant qui offre tant d'autres caractères primitifs et chez quelques autres Mammifères le sinus uro-génital est encore fort développé.

Les transformations du sinus uro-génital chez le mâle et la constitution d'un organe copulateur doivent être examinées de plus près.

On a vu que chez les Monotrèmes l'organe copulateur est simplement accolé à la paroi ventrale du cloaque dans lequel débouche le sinus uro-génital ou *conduit uro-génital*, comme on l'appelle souvent à cause de son étroitesse. Le canal du pénis communique avec le conduit uro-génital.

Pour passer de cet état à ce que l'on observe chez les Marsupiaux, il suffit de supposer avec Boas que l'orifice du canal uro-génital dans le cloaque ou pore urinaire s'oblitére, le canal du pénis devient alors le seul conduit excréteur de l'urine et du sperme. Le cloaque a pour ainsi dire disparu par le fait même de la fermeture du sinus uro-génital, car il ne reçoit plus l'urine, et toute

sa partie craniale est maintenant confondue avec le rectum. Il n'est plus représenté que par sa partie caudale où s'ouvrent à la fois le pénis et le rectum. Mais en réalité cette partie est fort courte et le pénis fait saillie caudalement à l'orifice anal.

Le mode de développement de ces parties est un peu différent chez les Monodelphes. Ici, à un moment donné, le conduit uro-génital et le rectum s'ouvrent librement à l'extérieur, par destruction du bouchon cloacal, et l'on trouve à la place de ce dernier deux orifices, l'uro-génital en avant, l'anal en arrière, disposition qui est commune aux deux sexes. Autour de l'orifice uro-génital, on observe des élevures du tégument qui forment : en avant ventralement, un petit tubercule conique, le *tubercule génital*, latéralement deux replis épais, les *bourrelets génitaux*. Le tubercule génital est initialement parcouru dans toute sa longueur par une lame épithéliale dérivée du bouchon cloacal et qui s'avance

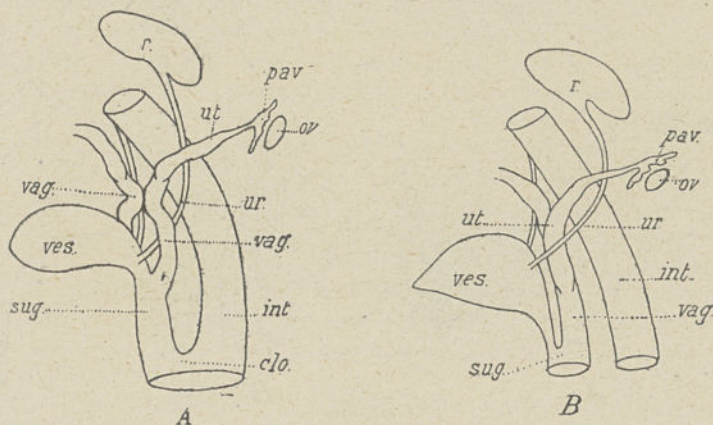


FIG. 279. — Appareil génital femelle des Placentaires et des Marsupiaux (schématique).

A, Marsupial (*Didelphys*). — B, Placentaire.

clo., cloaque; — int., intestin; — ov., ovaire; — pav., pavillon de la trompe; — r., rein; — s. u. g., sinus uro-génital; — ur., urètre; — ut., utérus; — vag., vagin; — ves., vessie.

jusqu'à la moitié de son diamètre transversal. En même temps que le bouchon cloacal, cette lame se désagrège et laisse à sa place une gouttière ouverte ventralement qui continue l'orifice uro-génital, lequel présente à cause de cela la forme d'une fente longitudinale, la *fente uro-génitale* qui se prolonge par la gouttière à la face inférieure du tubercule génital. L'évolution ultérieure des parties est différente dans les deux sexes. Chez la femelle, le tubercule génital s'accroît peu et devient le clitoris, la gouttière qui le parcourt reste faible et peu marquée, les bords de cette gouttière en se prolongeant en arrière dans la fente uro-génitale forment deux replis qui bordent latéralement l'orifice génital, ce sont les *petites lèvres* qui se prolongent sur la racine du clitoris, et se continuent à ce niveau avec un repli cutané qui le recouvre, le *capuchon clitoridien*. Les bourrelets génitaux, situés latéralement aux petites lèvres, donnent les *grandes lèvres*. L'orifice uro-génital chez la femelle a la forme d'une fente longitudinale peu profonde, le vestibule uro-génital, dans lequel débouchent à la fois l'urètre et le vagin. Dans certains cas l'urètre s'isole complètement par la fermeture des bords de la gouttière clitoridienne qui se poursuit jusqu'au-dessous

de l'embouchure de l'orifice urétral dans le sinus uro-génital, et il y a un urèthre clitoridien.

Chez le mâle la fente uro-génitale se ferme toujours, son oblitération qui commence à sa partie dorsale au-devant de l'éperon périnéal progresse régulièrement du côté ventral, par coalescence de ses bords, et se poursuit sur toute la longueur du pénis, prolongeant par conséquent l'urèthre dans l'épaisseur de ce dernier. La portion de l'urèthre formée par la soudure des bords de la fente uro-génitale répond à sa portion spongieuse et balanique. Les portions pros-

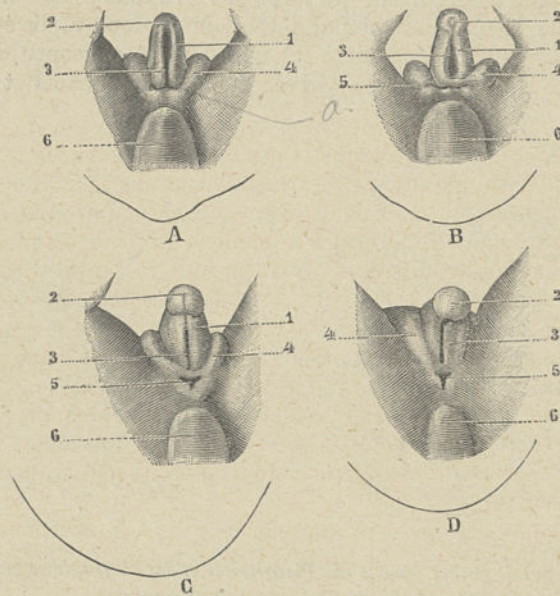


FIG. 280. — Quatre stades successifs du développement des organes génitaux externes chez le fœtus humain, d'après TOURNEUX.

A, embryon de 24 mill. ♀. — B, embryon de 24 mill. ♂. — C, fœtus de 29 mill. ♂.

D, fœtus de 34 mill. ♀.

1, tubercule génital; — 2, gland; — 3, gouttière uro-génitale; — 4, anus; — 5, bourrelet génital; — 6, éminence coccygienne.

tatique, membraneuse et bulbaire de l'urèthre dérivent l'une de la partie craniale canaliculée du sinus uro-génital (portion prostatique sus-déférentielle) les autres de la fente uro-génitale (portions prostatique sous-déférentielle, membraneuse et bulbaire). Les bourrelets génitaux rapprochés l'un de l'autre par cette soudure de la fente uro-génitale forment chez l'Homme et nombre de Mammifères les bourses dans lesquelles les testicules viennent se loger.

SECTION III. — L'APPAREIL URO-GÉNITAL DANS LES PRINCIPAUX TYPES

Après les données morphologiques générales qui précèdent, il est facile de résumer la disposition de l'appareil uro-génital dans les différentes classes des Vertébrés.

Cyclostomes. — Chez les Cyclostomes, l'appareil urinaire est constitué au début par un pronéphros qui fonctionne d'abord seul, puis simultanément avec le mésonéphros pendant assez longtemps, disparaissant seulement à la métamorphose chez les Lamproies, persistant peut-être toute la vie chez les Myxinoïdes.

Le canal excréteur primaire constitue toujours le seul canal vecteur de l'urine et se conserve tel qu'à son origine pendant toute la vie, car il ne se forme jamais de canal de Wolff ni de canal de Müller. Les deux conduits urinaires se réunissent en arrière de l'anüs en un tube unique sur les côtés duquel débouchent les pores génitaux, simples ouvertures conduisant dans le péritoine et qui servent à l'évacuation des produits sexuels. La présence de ces pores sur les parois du conduit urinaire unique fait de ce dernier un conduit uro-génital qui débouche au sommet d'une papille uro-génitale.

Les glandes sexuelles consistent en une masse impaire et médiane, placée au-devant de l'aorte, entre les deux reins. Chez les Myxinoïdes, cette glande a des traces de dualité. Cette glande est un ovaire ou un testicule. Contrairement à des données anciennes qui faisaient croire à l'hermaphrodisme glandulaire constant des Myxinoïdes, SCHREINER a montré qu'il ne s'agissait que d'un hermaphrodisme rudimentaire. Les Myxines, sous le rapport de leur glande sexuelle, se présentent sous trois états : 1^o mâles, 2^o femelles, 3^o stériles; ces derniers ne possèdent point de cellules sexuelles, ou seulement des traces de ces dernières, dégénérées après leur apparition. D'un autre côté, comme un quart à peu près des Ammocètes présentent une glande hermaphrodite, on peut penser que les glandes génitales des ancêtres des Pétromyzontes étaient hermaphrodites.

La glande sexuelle des Cyclostomes n'a jamais de canaux évacuateurs propres, elle verse ses produits dans le coelome d'où ils sont transmis au dehors par les pores génitaux.

Les Lamproies ont un organe copulateur, c'est un simple tube formé par les bords de la papille uro-génitale; il paraît y avoir une copulation véritable.

Poissons. — Chez les Poissons le pronéphros existe dans l'immense majorité. Il est très développé chez les Ganoïdes et les Téléostéens où il peut exceptionnellement persister pendant toute la vie; il se rencontre aussi chez les Dipneustes et manque seulement chez les Elasmobranches, mais ceux-ci éclosant seulement à un état de développement très avancé, cette absence s'explique aisément.

Le mésonéphros forme partout l'organe rénal principal et permanent. Sa forme varie avec celle du corps et avec la production d'un épидидyme dans sa région craniale (Sélaciens), production qui entraîne l'atrophie de cette région. Là où l'union uro-génitale ne se fait pas (Téléostéens) ou s'effectue seulement en arrière (Dipneustes), le mésonéphros conserve sa forme sur toute son étendue. Le canal excréteur primaire se conserve seulement chez les Téléostéens et la plupart des Ganoïdes; partout ailleurs, il passe en partie au service de l'appareil génital et se dédouble ou même, peut-on dire théoriquement, se partage en trois conduits, dont l'un, canal de Wolff, est affecté au sexe mâle et reste rudimentaire chez la femelle, l'autre, canal de Müller, développé pour l'excrétion des œufs, reste simple et rudimentaire chez le mâle, tandis que le troisième, toujours développé dans les deux sexes, est affecté exclusivement au transport de l'urine (uretère wolffien).

La glande sexuelle est primitivement paire, mais l'une des deux peut s'atro-

phier ou se souder à l'autre par adaptation à des conditions topographiques de la cavité viscérale (développement prépondérant de certains viscères) ou pour d'autres causes.

Cette glande est en règle générale unisexuée, elle est cependant hermaphrodite chez certains Téléostéens (voy. plus loin).

Les conduits génitaux sont fournis par le mésonéphros (Sélaciens, Dipneustes), ils ont une origine distincte de ce dernier chez la plupart des Téléostomes.

Ces conduits sont généralement simples, aussi bien l'oviducte, cependant d'un diamètre plus grand, que le canal déférent; mais chez les Sélaciens où l'œuf est enveloppé d'une coquille assez compliquée ou gardé longtemps dans l'oviducte, il se produit un élargissement cranial de l'oviducte (glande coquillière), et un élargissement caudal, véritable poche utérine à parois richement vascularisées et pourvues de glandes et dans laquelle l'embryon peut pousser très loin son développement.

Il y a toujours initialement un cloaque qui se conserve chez les Elasmobranches et chez les Dipneustes, qui disparaît chez les Téléostomes. Les conduits uro-génitaux se terminent *toujours* sur la partie dorsale de ce cloaque, ou, ce qui revient au même, en arrière de l'anus lorsqu'il n'y a pas de cloaque. Les orifices uro-génitaux sont donc toujours placés dorsalement à l'appareil digestif, disposition qui est caractéristique des Vertébrés inférieurs et opposée à ce que l'on observe chez les Mammifères.

Les appareils copulateurs lorsqu'ils existent ne sont jamais formés par les parois du cloaque, mais dérivent des parties voisines de ce dernier.

Chez les Elasmobranches où ils existent seulement chez le mâle, ils sont produits par la portion la plus interne du bord de la nageoire ventrale, d'où le nom de *pterygopodium* ou de *mixopterygium* qui leur a été donné. Ces appendices copulateurs sont placés de chaque côté de l'orifice cloacal et forment un membre plus ou moins bien séparé de la nageoire (plus séparé chez les Holocéphales) et de longueur très variable, composé d'un axe squelettique dérivé des rayons de la nageoire, de muscles propres et d'un revêtement épithélial pourvu par places de glandes annexes et de terminaisons nerveuses particulières. Les différentes pièces squelettiques qui le composent peuvent être réunies entre elles par des articulations mobiles qui leur permettent des mouvements plus ou moins étendus. Les appendices copulateurs sont particulièrement développés et mobiles chez certains Squales (*Squatina*) où leur longueur, leurs articulations multiples et leur grosseur même indiquent bien qu'ils ne servent point directement à la copulation, mais seulement à maintenir la femelle. Le *mixopterygium* peut être formé non seulement de rayons internes de la nageoire, mais aussi de pièces accessoires indépendantes de cette dernière. Il présente naturellement une grande variété de formes.

On trouve aussi chez certains Téléostéens un appareil copulateur dérivé du bord cranial de la nageoire anale et qui paraît simplement destiné à fixer la femelle (*Girardinus*, certains Cyprinodontes).

Amphibiens. — Les Amphibiens possèdent toujours un pronéphros fonctionnant pendant la vie larvaire et un mésonéphros définitif. Ce dernier comprend une partie caudale ou urinaire persistante et une partie craniale ou génitale plus ou moins atrophiée chez l'adulte. Il y a chez les Apodes production de canalicules du métanéphros dans l'étendue du mésonéphros.

Le canal excréteur primaire participe toujours à la formation des conduits génitaux et peut être considéré comme divisé en trois canaux secondaires, ainsi que cela a été dit pour les Sélaciens.

Les conduits génitaux restent simples. Les oviductes plus ou moins développés peuvent présenter à l'époque de la reproduction de nombreuses circonvolutions et un renflement utérin.

Le cloaque reste toujours simple, ovoïde et sans subdivisions. Les conduits urinaires et génitaux débouchent au voisinage les uns des autres sur sa paroi dorsale. Sur sa paroi ventrale se forme une extroflexion vésiculaire plus ou moins bilobée, la vessie urinaire.

La vessie existe chez tous les Amphibiens; chez les Anoures elle est presque toujours bilobée à son extrémité craniale qui s'étend parfois très loin (jusqu'à la vésicule biliaire), et cette division est parfois poussée jusqu'à lui donner la forme de deux tubes unis seulement au niveau de leur abouchement dans le cloaque (*Alytes*, *Bombinator*). Chez les Urodèles elle est bilobée ou simple (*Siren*, *Proteus*). Chez les Apodes elle est relativement beaucoup plus courte, simple ou bilobée.

Il n'y a pas d'organes copulateurs spéciaux, mais les lèvres du cloaque peuvent être munies de glandes nombreuses qui jouent un rôle dans l'accouplement, soit en donnant chez le mâle une sécrétion qui réunit les spermatozoïdes en petites masses contenues sous une enveloppe commune (spermatophores), soit en facilitant l'adhérence des deux sexes en cas d'accouplement (Urodèles).

Sauropsidés. — Chez les Sauropsidés l'appareil urinaire est toujours formé par le métanéphros, le pronéphros est purement rudimentaire, de même que le mésonéphros qui disparaît plus ou moins complètement.

Le canal excréteur primaire ne persiste jamais comme tel et se transforme toujours en canal de Wolff ou disparaît plus ou moins complètement chez la femelle. Chez la femelle il se forme toujours un canal de Müller.

Les conduits génitaux et les uretères débouchent toujours sur le côté dorsal du cloaque et restent d'habitude distincts, bien que très voisins les uns des autres, rarement le canal de Wolff conflue avec l'extrémité de l'uretère.

La partie du cloaque à laquelle se rattachent ces conduits est presque toujours différenciée en un urodæum.

Le conduit sexuel qui n'atteint pas tout son développement (canal de Wolff chez la femelle, de Müller chez le mâle) est généralement très rudimentaire, et chez la femelle les restes du mésonéphros sont très limités et insignifiants il n'y a point d'organe de Rosenmüller.

La vessie, lorsqu'elle existe (Sauriens, Chéloniens), est formée par le pédicule de l'allantoïde.

Le canal déférent communique avec le testicule par un épидидyme bien développé.

L'oviducte est long, plissé et présente un certain nombre de segments distincts reconnaissables à leur structure et à la différence de leurs diamètres. Dans les cas où ils sont les plus compliqués (Tortues, Oiseaux), on leur distingue jusqu'à six parties : 1° le pavillon; 2° la trompe; 3° le segment albuminipare, suivi 4° d'une partie rétrécie, le segment intermédiaire; 5° la chambre coquillière ou utérus; 6° la partie terminale, quelquefois improprement nommée vagin.

Les glandes génitales sont toujours initialement doubles; leur forme s'adapte

à celle du corps, étant allongée lorsque ce dernier est long et étroit (Lézards), ou élargie lorsqu'il est court (Tortues). Chez les Oiseaux l'ovaire droit s'atrophie de très bonne heure avec l'oviducte correspondant et ne laisse de traces reconnaissables que chez certaines espèces.

Les organes copulateurs se développent sur le plancher du proctodæum. Chez les Sauriens, il existe sur le plancher du cloaque près de l'orifice externe deux pénis invaginés d'habitude dans l'épaisseur de la paroi cloacale et qui se prolongent sous la peau de la racine de la queue. Lors de l'accouplement ces pénis, simplement pourvus d'une gouttière spermigère, s'évaginent au dehors. Le sperme leur est médiatement transmis de l'urodæum et est conduit par la gouttière dans le cloaque des femelles.

Chez les Crocodiles et les Tortues il y a un pénis impair et médian qui comprend un revêtement ectodermique sur la plus grande partie de son étendue, et une masse interne plus ou moins compliquée. Sa surface dorsale est parcourue par une gouttière séminigère qui s'enfonce plus ou moins profondément dans l'épaisseur de l'organe, et qui est doublée intérieurement par un tissu caverneux qui forme une partie de la masse de l'organe copulateur. Celui-ci comprend en outre un corps fibreux (corps caverneux) simple vers l'extrémité libre du pénis, double vers sa racine, mais dont les deux moitiés sont très inégales.

La face ventrale du proctodæum est plane et lisse chez la plupart des Oiseaux, mais chez les Ratités et chez quelques Ansériformes elle est occupée par un pénis impair et médian qui lui est rattaché comme la langue au plancher de la bouche, et qui présente à sa face dorsale une gouttière pour l'écoulement du sperme. Lors de la copulation la racine du pénis est rapprochée de l'orifice des canaux déférents et le sperme suit la gouttière pénienne. Chez les femelles de tous les Oiseaux et chez les mâles sans pénis, le proctodæum joue le rôle d'organe copulateur. Chez ces derniers il s'éverse au dehors en s'appliquant contre celui de la femelle. Les orifices des canaux déférents sont ainsi rapprochés de l'urodæum de la femelle dans lequel le sperme est collecté et maintenu.

Parmi les Oiseaux munis d'un pénis, la structure de ce dernier est à peu près la même chez l'Autruche que chez les Crocodiles; chez les autres Ratités et les Ansériformes pourvus de cet organe elle est un peu plus compliquée et l'extrémité distale de la gouttière spermigère se prolonge en un tube aveugle d'assez grande longueur qui s'invagine dans l'épaisseur du pénis et s'évagine en grande partie lors de la copulation, prolongeant d'autant l'extrémité du pénis qui revêt alors la forme d'un tube. Chez tous les Sauropsidés pourvus d'un organe copulateur, ce dernier est représenté aussi chez la femelle par un organe homologue, mais de développement très réduit, le clitoris.

Mammifères. — L'appareil uro-génital des Mammifères dérive des mêmes ébauches et présente les mêmes composants morphologiques que celui des Sauropsidés, mais il diffère profondément de celui-ci par son évolution ultérieure qui, pour la première fois chez les Vertébrés, amène l'orifice uro-génital à la face ventrale du tube digestif et qui tend de plus en plus à l'union des voies génitales en un conduit commun médian. Ce conduit résulte de la fusion des deux canaux génitaux droit et gauche sur une longueur plus ou moins considérable, chez les femelles, ou de la formation d'un canal uro-génital unique, en avant de l'embouchure des canaux de Wolff chez les mâles, par le procédé indiqué, page 544. En dehors de cette tendance générale partout très marquée,

L'appareil génital des Mammifères présente une incroyable diversité par suite des développements individuels que peut prendre chacune de leurs parties.

Monotrèmes. — On a déjà vu les traits essentiels de la structure de cet appareil; il faut ajouter que chez la femelle l'ovaire gauche est plus développé que le droit et paraît seul capable de donner des œufs mûrs. La trompe droite subit aussi une atrophie partielle, mais jamais celle-ci n'est poussée aussi loin que chez les Oiseaux. Les deux oviductes ne s'unissent jamais par leur extrémité terminale et débouchent isolément dans le sinus uro-génital. On distingue à chacun d'eux : 1° un pavillon, dont les bords sont toujours entiers comme chez les Vertébrés inférieurs et jamais découpés en franges; 2° une partie tubaire; 3° un utérus; 4° une partie terminale improprement appelée vagin, car elle n'admet point le membre viril et ne résulte point de la fusion des deux canaux de Müller.

L'Échidné produit à la fois un seul œuf qui s'entoure après la fécondation d'une enveloppe cornée et se développe dans l'utérus gauche. L'Ornithorhynque pond deux œufs, exceptionnellement trois ou quatre, qui paraissent provenir exclusivement de l'ovaire gauche. La vessie paraît être une évagination ventrale du sinus uro-génital.

Chez le mâle, à la racine du pénis à droite et à gauche de la petite fossette où commence le canal séminigère débouchent deux glandes bulbo-uréthrales (glandes de Cowper).

Le cloaque présente de nombreux follicules clos dans son épaisseur; au-devant de l'orifice anal, et sur tout le pourtour de l'orifice cloacal on trouve une série de grosses glandes sébacées annexées à des poils et des glandes sudoripares.

Marsupiaux. — Chez les Marsupiaux la division de la partie supérieure du sinus uro-génital se produit, accompagnée de la migration des uretères; mais cette migration, qui a pour résultat de porter en dedans (médialement) les uretères, empêche la réunion des conduits de Müller. La disposition de l'appareil génital femelle en éprouve de grandes modifications; toujours le sinus uro-génital est très développé et joue un rôle important dans la copulation, mais les conduits génitaux présentent des dispositions très variables.

Ces conduits se divisent comme chez les Monotrèmes en plusieurs segments : 1° pavillon, 2° trompe, 3° utérus, et 4° vagin, et cette fois, cette dénomination est bien méritée parce que, s'il n'y a pas toujours fusion des deux conduits de Müller à leur partie terminale, celle-ci reçoit cependant toujours l'organe copulateur mâle qui, par adaptation à sa dualité, est également double ou mieux bifide. Chez *Perameles* il n'y a aucune limite nette entre l'utérus et le vagin, mais partout ailleurs cette limite est marquée par un rétrécissement (*os uteri*) qui peut devenir proéminent.

Les conduits génitaux présentent des dispositions variables que l'on peut sérier ainsi d'après MAX WEBER. Dans le cas le plus primitif (*Didelphys*) les canaux de Müller restent tout à fait distincts à leur embouchure sur le sinus uro-génital, mais ils se rapprochent l'un de l'autre, au niveau de l'extrémité caudale de l'utérus en décrivant une courbe autour des uretères (voy. 279, A). Un pas de plus et ils se fusionnent en ce point, mais restent séparés en dessus (utérus) et en dessous (vagin); un pas de plus encore et au point de fusion se forme une bourse médiane (*vagin impar*) dont le cloisonnement par

un septum, observé dans certains cas, indique l'origine aux dépens des deux vagins. Cette bourse peut s'unir par du tissu conjonctif au sinus uro-génital, et même chez les Macropodidæ la cloison qui sépare le vagin impair du sinus peut se percer au moment de la parturition pour donner passage au jeune. Chez *Perameles*, bien que le vagin impair soit éloigné de trois ou quatre centimètres du fond du sinus, il donne cependant passage au jeune par formation entre ce dernier et lui d'un canal pseudo-vaginal. Chez *Halmaturus ualabatus* une perforation conduisant du vagin impair dans le sinus existe même à l'état virginal, ce qui est pour MAX WEBER la démonstration de la transmission par hérédité d'un caractère acquis. En somme, lors de la parturition, le vagin impair remplace fonctionnellement le vagin des Mammifères placentaires, mais ne lui est pas homologue. Ce vagin se rencontre surtout chez les Diprotodontes ; les vagins latéraux fonctionnant seuls comme tels, même dans le part, se rencontrent chez les Polyprotodontes.

En relation avec la disposition observée chez les femelles, le pénis présente chez les Marsupiaux une structure spéciale. Son extrémité libre est souvent divisée en deux, de telle sorte que chaque moitié est traversée par une branche de l'urèthre, qui s'est également bifurqué (*Perameles*), ou bien l'urèthre forme simplement sur chaque face médiale du pénis ainsi fendu une gouttière plus ou moins profonde (*Didelphys*, *Thylacinus*, *Phascolarctos*). Enfin, chez les Kangaroos, le pénis est simple sur toute sa longueur comme chez les Monodelphes.

Chez les mâles il n'y a pas de cloaque et le pénis est placé immédiatement au-devant de l'anus ; il présente comme chez les Mammifères supérieurs un corps caverneux double et pair, et un corps caverneux urétral simple (corps spongieux), mais contrairement à ce qui se passe chez les Monodelphes, les corps caverneux ne sont point rattachés aux ischions par des ligaments fibreux.

Monodelphes. — La formation d'un cordon génital caractérise les Monodelphes. Elle consiste dans le fait que, caudalement au mésonéphros, les conduits sexuels d'un côté (canal de Wolff et canal de Müller) viennent s'accoler à ceux du côté opposé en formant un cordon médian placé ventralement à l'intestin et qui vient se terminer sur l'extrémité craniale du sinus uro-génital. Ce cordon est formé de quatre tubes épithéliaux, les conduits génitaux plongés dans une gaine commune épaisse de mésenchyme qui les enveloppe tous sans les laisser reconnaître individuellement à l'extérieur. Les deux conduits de Müller occupent le centre du cordon et se rapprochent très près l'un de l'autre, prélude de leur fusion future, tandis que les conduits de Wolff sont placés sur les côtés et ne se fusionnent jamais entre eux. Le cordon uro-génital se rencontre chez les deux sexes, où il présente d'abord la même constitution. Au moment où le cordon génital se constitue, le mésonéphros est un organe allongé placé sur les côtés de la cavité abdominale et recouvert par le péritoine qui, aux deux extrémités craniale et caudale, est soulevé par l'épaisseur même du mésonéphros en deux plis saillants qui se continuent sur les parties voisines et forment comme deux ligaments pour le corps de Wolff. Le ligament cranial se prolonge vers le diaphragme, c'est le *ligament diaphragmatique*, le caudal se dirige vers le canal inguinal, c'est le *ligament inguinal*. Ce dernier rencontre le canal de Wolff et le canal de Müller à l'endroit où ils s'infléchissent vers la ligne médiane pour former avec ceux du côté opposé le cordon génital. Le point de rencontre

du ligament et de ces conduits est important, parce qu'il marque le lieu où se fera plus tard la séparation de la trompe et de l'utérus, ou des cornes utérines.

Partant de l'état embryonnaire, il est facile de voir ce qui se produit chez l'adulte dans les deux sexes.

Chez la *fémmelle* les canaux de Müller se développent seuls et se fusionnent toujours, au moins en partie, dans l'étendue du cordon génital pour donner l'utérus et le vagin. La réunion des deux conduits de Müller s'étend sur une longueur très variable suivant les espèces. Elle est toujours complète pour la partie caudale de ces canaux qui fournit le vagin. Ce dernier est, en effet, toujours

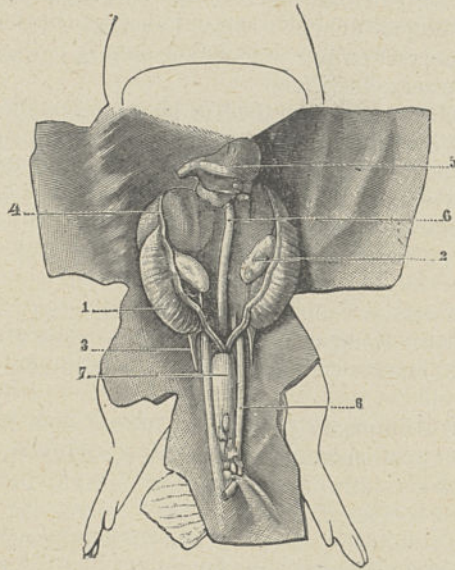


FIG. 281. — *Disposition des organes génito-urinaires sur un embryon de Porc de 55 millimètres, d'après TOURNEUX.*

1, corps de Wolff le long duquel descendent le canal de Wolff et le canal de Müller, qui se réunissent caudalement pour former le cordon génital; — 2, ovaire; — 3, ligament inguinal; — 4, ligament diaphragmatique; — 5, estomac; — 6, intestin; — 7, vessie; — 8, artère ombilicale.

unique chez les Monodelphes, et sa dualité ne s'observe qu'anormalement, par suite d'un arrêt de développement.

La fusion des conduits de Müller peut ne pas dépasser le vagin. L'utérus est alors représenté par deux conduits accolés, séparés simplement par un septum, et qui débouchent isolément, chacun par un orifice propre, dans le vagin, c'est l'utérus double (*uterus duplex*) qui se rencontre chez l'Oryctérope, l'Éléphant, quelques Chiroptères et maints Rongeurs.

La fusion peut remonter jusque sur les orifices utérins qui se confondent en un seul, et il se présente alors deux cas : 1° ou bien l'union des deux utérus au-dessus de l'orifice utérin est très courte, l'utérus est comme scindé en deux (*uterus bipartitus* des Carnivores, des Cochons, de certains Chiroptères); ou bien la fusion est plus prononcée et il y a un corps de l'utérus continué par deux cornes qui se prolongent dans les trompes. C'est l'utérus bicorné (*uterus bicor-*

nis) des Ongulés, des Cétacés, des Insectivores, et de la plupart des Rongeurs.

Enfin la fusion des conduits de Müller peut s'étendre beaucoup plus haut et aller jusqu'au niveau du ligament inguinal; l'utérus est alors unique, plus ou moins globuleux et reçoit à sa partie supérieure les deux trompes dont le diamètre contraste vivement avec le sien. C'est l'utérus simple (*uterus simplex*) des Primates et de l'Homme.

D'après l'exposé ci-dessus les conduits de Müller forment seuls le vagin, à la constitution duquel le sinus uro-génital ne prend aucune part. L'embouchure du vagin dans le sinus formerait, dans certains groupes, un rétrécissement particulier représenté chez l'adulte par une sorte de diaphragme perforé en son centre, l'*hymen*, tendu entre le vagin et son vestibule constitué par le sinus uro-génital, et dans lequel débouche aussi l'urèthre. Pour d'autres auteurs le sinus uro-génital passerait en partie dans le vagin et l'appareil hyménal serait formé par la muqueuse du vestibule.

Le sinus uro-génital a en général chez les Monodelphes un rôle très restreint, relativement à ce qui s'observe chez les Marsupiaux, et ne constitue qu'une partie très peu étendue des voies génitales femelles, le vestibule du vagin; cependant il est encore très développé chez certains Mammifères qui ont conservé des caractères primitifs, tels que divers Rongeurs et Insectivores et chez l'Éléphant où il sert seul à la copulation, le vagin ne recevant pas le pénis.

Un cloaque peut persister chez certains Monodelphes (*Xenarthra*, quelques Insectivores et quelques Rongeurs). La profondeur de ce cloaque varie, elle est plus marquée chez la femelle qui garde mieux que le mâle l'état primitif des organes sexuels.

Les canaux de Wolff disparaissent chez la femelle sur la plus grande partie de leur étendue. Leur portion craniale se retrouve, comme on l'a vu, dans l'organe de Rosenmüller, mais ils s'atrophient dans tout le reste du tractus génital, sauf chez certaines espèces (Bœuf, Porc), où ils forment des conduits rudimentaires parallèles logés dans la paroi du vagin et qui viennent s'ouvrir dans son extrémité vestibulaire (*canaux de Gartner*).

L'ovaire des Monodelphes est toujours double, petit avec une surface bosselée par les follicules mûrs, mais rarement d'une manière assez marquée pour simuler une grappe; il est toujours placé près de l'orifice de la trompe qui est lui-même entier, à bord continu, et parfois assez grand pour englober en quelque sorte tout l'ovaire (Cétacés) ou plus ou moins déchiqueté en franges (autres Monodelphes).

L'ovaire et l'orifice tubaire sont souvent compris dans un repli du péritoine (*tente de l'ovaire*, Ruminants) qui peut devenir chez le Porc et chez quelques Insectivores une véritable bourse ne communiquant avec le péritoine que par un orifice.

Chez le mâle les canaux de Wolff se développent seuls. Les conduits de Müller compris avec les précédents dans le cordon génital ne se conservent que dans leur terminaison sur le sinus uro-génital où ils forment un petit diverticule impair, l'utérus mâle, *uterus masculinus* ou *utricule prostatique*, qui débouche dans l'urèthre sur le milieu d'une légère saillie de la paroi dorsale de ce dernier, le *veru montanum*, sur les côtés duquel s'ouvrent également les deux canaux de Wolff devenus canaux déferents. Pour beaucoup d'auteurs, le *veru montanum* représente l'implantation du cordon génital sur le sinus uro-génital et correspond par conséquent à l'hymen des femelles. L'utricule prostatique est

un organe rudimentaire qui présente de grandes variations chez les divers types et peut manquer. Les conduits déférents émettent le plus souvent au voisinage de leur terminaison des diverticules spéciaux, les *vésicules séminales*, formations tubaires ou sacciformes parfois très développées. Ces vésicules existent chez certains Rongeurs, Insectivores, Chiroptères, chez les Siréniens, les Ongulés et les Primates; elles manquent chez les Carnivores. La partie du canal déférent comprise entre l'embouchure des vésicules séminales et le veru montanum est plus développée que le reste de ces canaux et forme le *conduit éjaculateur*. Les deux conduits éjaculateurs peuvent se réunir et déboucher dans l'urèthre par un orifice commun.

L'urèthre dérive dans toute son étendue du sinus uro-génital, sa portion juxta-vésicale étant séparée de ce dernier de très bonne heure, au moment de la formation de la vessie, sa portion terminale résultant de la fermeture de ce qui reste du sinus après cette première différenciation. Il se divise en trois parties : 1^o l'urèthre *prostatique* étendu depuis le col de la vessie jusqu'aux glandes prostatiques les plus éloignées de cette dernière; c'est dans cette portion de l'urèthre que débouchent les canaux déférents; 2^o l'urèthre *membraneux* formé par une courte portion canaliculaire simple; 3^o l'urèthre *spongieux* constitué par la partie de l'urèthre comprise dans l'organe copulateur et qui est doublé de tissu érectile (le corps spongieux).

L'organe copulateur (pénis) est formé par la réunion d'organes érectiles propres, les *corps caverneux*, et d'organes érectiles fournis par la paroi de l'urèthre (*corps spongieux*). Les corps caverneux sont doubles, réunis en avant et accolés l'un à l'autre très étroitement, n'étant séparés que par un septum muni de lacunes qui les laissent communiquer l'un avec l'autre, séparés en arrière et écartés de chaque côté du bulbe uréthral. Le corps spongieux de l'urèthre présente trois parties distinctes : le *bulbe*, la *portion moyenne* et le *gland*. Le bulbe est un renflement piriforme produit surtout par la portion sous-uréthrale (Homme) ou mieux dorsale du tissu spongieux qui forme une masse saillante en arrière au milieu de laquelle le canal de l'urèthre n'offre qu'un élargissement peu marqué. La partie moyenne est régulièrement cylindrique, elle répond au trajet du canal uréthral dans le pénis entre le bulbe et le gland. Le gland est un renflement du tissu spongieux constitué principalement par la portion sus-uréthrale ou mieux ventrale du tissu érectile, qui coiffe l'extrémité terminale des corps caverneux et qui offre chez les divers Mammifères des conformations très variées. Il présente chez le Bœuf un prolongement filiforme long de quatre centimètres; il possède un nodule fibro-cartilagineux (quelques Insectivores et Ruminants) ou un os (Carnivores, Chiroptères, beaucoup d'Insectivores et de Rongeurs, quelques Primates). Cet os forme chez le Chien une gouttière péri-uréthrale, il est en forme de bâton chez l'Ours et devient énorme chez le Phoque.

Chez tous les Monodelphes les corps caverneux sont solidement reliés par des ligaments aux ischions. Le pénis est revêtu d'une gaine qui est plus ou moins largement continue avec les téguments suivant la disposition de l'organe copulateur. Celle-ci est en effet assez différente suivant les cas; chez certaines espèces, le pénis est d'habitude tourné en arrière (Mammifères *rétrorétractiles* — certains Insectivores, Félidés, Éléphants, Tylopodes), mais il se coude en avant au moment de l'érection. Chez d'autres le pénis est tourné cranialement, sa gaine est placée contre la face ventrale à laquelle elle se soude sur une assez grande longueur (Cheval). Enfin, la direction du pénis restant la même, il ne

se soude que peu ou pas à la face ventrale et devient pendant (*penis pendulus*, Primates, Homme), et il y a une enveloppe propre du gland, le *prépuce*, qui se distingue nettement de la gaine générale avec laquelle il était jusqu'alors confondu.

Chez quelques Mammifères les testicules sont situés dans l'abdomen, à la place même où se trouvait l'ébauche de la glande génitale (Monotrèmes, *Centetes*, *Macroscelides*, Chrysochlore, Éléphant, *Hyrax*), mais chez les autres ils émigrent plus ou moins dans le sens caudal, et peuvent même venir se loger en dehors de la cavité abdominale, dans un repli cutané de la face ventrale, le *scrotum* dérivé du bourrelet génital.

La migration des testicules dépend naturellement de différences d'accroissement qui se produisent entre le méso péritonéal qui rattache la glande aux parois abdominales et ces parois elles-mêmes. Elle paraît guidée par le ligament inguinal qui a parfois reçu à cause de cela le nom de *gubernaculum*. Chez l'embryon l'extrémité caudale de ce ligament se confond avec un amas cellulaire dense, le *processus vaginal*, qui occupe toute l'épaisseur de la paroi ventrale, passant à travers l'aponévrose du grand oblique perforée à ce niveau, et qui répond au futur canal inguinal. Du côté du péritoine le processus vaginal se creuse bientôt d'une fossette qui s'agrandit et devient un canal (canal vaginal). Ce canal se prolonge dans le bourrelet génital du même côté dans lequel il se renfle en une poche plus ou moins vaste au fur et à mesure que le bourrelet se développe. Le gubernaculum fixé cranialement au testicule après l'atrophie du corps de Wolff et attaché à la partie la plus distale du canal vaginal ne s'accroissant pas comme les autres parties entraîne le testicule dans le canal vaginal et jusque dans le bourrelet génital. Il y a alors à la partie ventrale deux replis cutanés, les *bourses*, renfermant les testicules contenus chacun dans une cavité vaginale distincte. Le canal vaginal peut rester en large communication avec la cavité péritonéale, dans laquelle le testicule peut momentanément rentrer sous l'influence de la contraction de fibres striées des muscles obliques qui ont été entraînés dans le processus vaginal et qui forment le muscle crémaster externe (Rongeurs, Insectivores), ou bien la poche vaginale s'isole complètement de la cavité abdominale après la descente (Primates) et le testicule n'opère plus que des déplacements limités dans les bourses.

Suivant la place qu'occupent les testicules, on distingue les Mammifères en deux groupes : 1^o les Mammifères à testicules intra-abdominaux (Mammalia testiconda), et 2^o les Mammifères à testicules extra-abdominaux. Les testiconda eux-mêmes se divisent en vrais testiconda et en faux testiconda (MAX WEBER). Les premiers sont caractérisés par l'absence d'un canal inguinal et du ligament inguinal. Ce sont les Mammifères dont les testicules gardent le mieux la position primitive; ils peuvent être subdivisés en deux groupes d'après la position du testicule : a) les testicules sont accolés aux reins, ils ont la même position que leur ébauche (Monotrèmes, *Centetes*, *Macroscelides*, Chrysochlore, Éléphant, *Hyrax*); b) les testicules ont une situation plus reculée et sont placés entre la vessie et le rectum (Myrmécophagidés, Bradypodidés). Chez les faux testiconda, la descente du testicule a rétrogradé, de même que le canal inguinal et le ligament de ce nom. Il y a également deux cas : a) le testicule est placé vers la paroi ventrale, le canal inguinal est seulement indiqué (Cétacés, Siréniens); b) le testicule est placé à l'entrée du canal inguinal qui ne lui est plus perméable (Dasypodidæ).

En dehors de ces cas, tous les autres Mammifères ont des testicules extra-

abdominaux (Marsupiaux, Insectivores, Rongeurs, Ongulés, Carnivores et Primates). Chez les Rongeurs et chez les Insectivores, la descente du testicule ne s'opère qu'à la période de la reproduction.

La migration des testicules est exclusivement propre aux Mammifères, la cause en est inconnue. Certains auteurs, KLAATSCH, entre autres, ont cherché à la rattacher à la formation de la glande mammaire dans la région inguinale. On sait que celle-ci exerce chez les Monotrèmes une profonde influence sur la musculature de la paroi ventrale et détermine la formation du muscle compresseur de la mamelle. Comme la glande mammaire apparaît même dans le sexe mâle, il se pourrait que le lieu occupé par elle soit un point de moindre résistance au niveau duquel le testicule pourrait repousser au-devant de lui la paroi abdominale affaiblie. Mais ceci n'explique pas le déplacement initial du testicule et l'abandon qu'il fait de son lieu d'origine.

Il existe aussi une migration de l'ovaire, en ce que ce dernier ne conserve pas absolument la position qu'il a au début chez l'embryon, mais cette migration est très peu marquée. Chez l'Homme elle s'effectue en sens inverse de celle du testicule, c'est-à-dire de bas en haut (caudo-cranialement).

Glandes. — Un certain nombre de glandes sont annexées à l'appareil génital; on peut les diviser avec WIEDERSHEIM en trois groupes : 1^o glandes dérivées des canaux déférents; 2^o glandes dérivées du canal uro-génital; 3^o glandes dérivées de la peau des régions périgénitales. Dans le premier groupe se trouvent les glandes *ampullaires* et les vésicules séminales. On a déjà vu ces dernières. Les glandes ampullaires sont des évaginations plus ou moins développées de la partie terminale des canaux déférents qui s'observent chez les Rongeurs, chez les Ruminants, chez quelques Carnivores et quelques Insectivores. Elles contribuent sans doute avec les vésicules séminales à fournir chez les Rongeurs le mucus tenace et coagulable que le mâle laisse dans le vagin de la femelle après le coït, sous la forme d'un bouchon vaginal (LATASTE) qui empêche la sortie des spermatozoïdes.

Les glandes dérivées du canal uro-génital se divisent en trois catégories : A) Les glandes *prostatiques*, développées seulement chez le mâle dans la première partie de l'urèthre, sont constituées par de petites glandes, séparées en groupes distincts souvent au nombre de trois (Rongeurs) ou réunies en une masse compacte qui entoure complètement l'urèthre (Homme); elles ne manquent que chez les Monotrèmes, les Marsupiaux, les Édentés et les Cétacés; elles sont très développées chez les Carnivores et chez les Primates. B) Les glandes *bulbo-uréthrales*, qui sont très anciennes (Monotrèmes) et très généralement développées, car elles ne manquent que chez quelques Carnivores (Chien, Ours), et chez les Mammifères aquatiques; ce sont des glandes assez volumineuses faisant saillie en dehors de la paroi de l'urèthre et placées de chaque côté du bulbe uréthral dans lequel se déversent leurs conduits excréteurs; ces glandes ont reçu chez le mâle le nom de *glandes de Cowper*, elles sont également représentées chez la femelle par les *glandes de Bartholin*, elles ont une enveloppe de fibres striées qui leur est propre ou qui vient des muscles voisins (bulbo-ischio-caverneux). C) Les glandes *uréthrales* proprement dites sont de petites glandes disséminées çà et là dans la muqueuse uréthrale dont elles ne dépassent guère le chorion extérieurement, bien que ce soit le cas pour quelques-unes d'entre elles.

Les glandes dérivées de la peau des régions périgénitales sont excessivement

variées, on les divise en préputiales, inguinales et anales. Parmi elles se rencontrent les glandes du musc observées chez des espèces très différentes. Ces glandes se rattachent certainement aux fonctions de la génération, parce que les produits odorants qu'elles émettent peuvent attirer les individus de la même espèce et les réunir en vue de la reproduction.

Remarques sur la nature morphologique et sur la phylogénèse de l'appareil uro-génital.

La liaison qui existe chez la plupart des Vertébrés entre l'appareil urinaire et l'appareil génital a depuis longtemps attiré l'attention des morphologistes. On peut se demander tout d'abord si elle a une valeur fondamentale et générale, et si elle existe fatalement partout, comme par exemple la relation qui existe entre l'appareil circulatoire et l'appareil respiratoire qui sont nécessairement liés, et influent si fortement l'un sur l'autre dès qu'ils prennent un certain développement. La réponse est négative et l'on connaît chez les Invertébrés nombre de cas où les rapports intimes qui unissent les deux systèmes chez les Vertébrés ne se rencontrent point; glandes rénales et glandes génitales sont presque partout distinctes, et ont leurs voies excrétrices propres. Chez les Annélides seulement, on trouve des organes (canaux segmentaires) servant en même temps à l'excrétion de l'urine et au transport des produits sexuels.

On a donc naturellement cherché quels rapports l'appareil rénal des Vertébrés présente avec les organes segmentaires des Annélides.

D'après GOODRICH, il faut distinguer dans les organes segmentaires quatre formes :

1^o La *protonéphridie*, qui se rencontre dans le rein céphalique des larves et chez quelques Polychètes adultes; c'est un canalicule transverse qui commence par une extrémité aveugle sous l'épithélium coelomique d'un segment et s'ouvre à la surface de l'animal sur le même segment. Une protonéphridie comprend plusieurs parties : a) une *massue* d'origine, renflée mais close et garnie intérieurement de cellules à longs cils, les *solénocytes* (voy. ce mot, p. 588); b) un canal contourné (tube *néphridial*); c) un canal excréteur s'ouvrant au dehors par un pore néphridial. Elle a une fonction purement excrétrice.

2^o La *néphridie*, constituée essentiellement comme la précédente, sauf qu'elle s'ouvre par un *néphrostome* dans le segment qui précède celui sur lequel est placé son orifice externe. Elle est également excrétrice, mais peut aussi éventuellement servir au transport des gamètes.

3^o Le *canalicule génital* qui commence dans le coelome par un large orifice ouvert (*coelomostome*) et s'effile vers la surface de l'animal pour s'y terminer par une extrémité close, sauf au moment de la reproduction où elle s'ouvre; ce canalicule sert à l'évacuation des gamètes.

4^o La *néphromixie* qui consiste en un coelomostome, un tube néphridial et un canal excréteur, c'est-à-dire est formée par le mélange d'une néphridie et d'un canal génital. Les néphromixies servent dans le même animal tantôt comme organes urinaires, tantôt comme conduits vecteurs des gamètes; leur tube néphridial est long dans le premier cas, court dans le second.

A laquelle de ces diverses formes les canalicules urinaires des Vertébrés, et plus exactement les premiers d'entré eux, c'est-à-dire ceux du pronéphros sont-

ils homologues? Pour W. FELIX, ils correspondent aux canalicules génitaux, parce que ce sont des évaginations de la paroi coelomique, et qu'ils ne peuvent par conséquent être comparés aux protonéphridies et aux néphridies qui se développent sans participation de cette paroi.

Pour cet auteur, les sacs coelomiques de l'embryon des Vertébrés répondent, comme le veut la théorie mésodermique de HATSHECK, MEYER, BERGH, GOODRICH, LANG, aux gonades des Invertébrés. Les sacs gonadiques se sont transformés chez les Vertébrés en la grande cavité séreuse ou coelome. Le mésoderme ne serait que les parois primitives des gonades qui auraient limité à des points déterminés le pouvoir de produire des cellules génitales. Primitivement la glande génitale de l'ancêtre des Vertébrés devait s'étendre sur tout le tronc et consister en autant de compartiments qu'il y avait de segments dans le tronc. Chacun de ces compartiments communiquait au dehors par un orifice distinct.

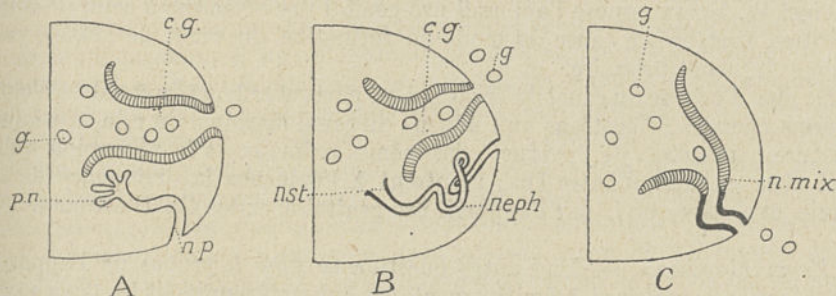


FIG. 282. — Les néphridies et les conduits génitaux chez les Annelides, d'après GOODRICH, emprunté à W. FELIX.

A, forme hypothétique avec protonéphridie et canal génital. — B, néphridie et canal génital (Capitellidés). — C, le canal génital forme l'entonnoir du canal commun (néphromixie), constitué par sa soudure avec la néphridie (Térébellidés, etc.).

c. g., canal génital; — g., gamètes; — *neph.*, néphridie; — *n. mix.*, néphromixie; — *n. p.*, néphridiopore; — *n. st.*, néphrostome; — *p. n.*, protonéphridie.

Chacun de ces orifices devint le siège de la formation d'un conduit génital, et comme les fonctions excrétrices primitivement dévolues à toute la paroi coelomique se transportèrent sur les cellules de ce dernier, il devint un canalicule du pronéphros. Le pronéphros était donc initialement aussi étendu que le coelome et consistait en une série de canalicules transverses, homologues des conduits génitaux des Annelides, qui comme cela arrive chez certaines espèces d'Oligochètes ne se déversèrent plus au dehors, mais dans un conduit longitudinal commun. Avec la fusion des sacs gonadiques en la grande cavité séreuse, le pouvoir de produire les gamètes s'est localisé à certaines parties du revêtement de cette dernière, la partie glandulaire du pronéphros a régressé et les canalicules du méso- et du métanéphros l'ont peu à peu remplacée complètement.

En partant de cet état primitif l'évolution ne s'est pas faite dans une seule direction et suivant une série régulièrement ascendante par complication graduelle, mais elle s'est effectuée suivant des modes divergents dont on peut distinguer au moins deux principaux : chez les Cyclostomes, par exemple, le pro- et le mésonéphros ont développé exclusivement leur fonction urinaire et ont

perdu tout rapport avec la conduction des gamètes qui tombent dans la cavité générale et sont évacuées par des orifices d'origine encore incertaine, mais probablement néoformés, les pores abdominaux.

Dans un second cas au contraire, l'appareil urinaire est resté lié à celui de la génération, le conduit excréteur primaire (canal du pronéphros) a subi (théoriquement) cette division qui lui fait donner un canal mâle (c. de Wolff), un canal femelle (c. de Müller) et un canal urinaire (uretère wolffien ou uretère vrai); en même temps, l'union uro-génitale s'établit d'une manière parfaite chez le mâle avec la participation des canalicules du mésonéphros qui unissent la glande mâle au canal de Wolff.

Le second mode d'évolution de l'appareil uro-génital s'applique grossièrement à la plupart des Vertébrés, mais il comporte des modifications qui entraînent sa subdivision en des modes particuliers aussi importants peut-être que es deux principaux admis ci-dessus.

Ainsi W. FELIX oppose l'appareil uro-génital des Sélaciens à celui de tous les autres Vertébrés à cause du mode de formation du canal de Müller, par division du canal primaire.

De plus, l'origine du canal déférent qui, né partout ailleurs du canal de Wolff, se forme chez les Téléostéens aux dépens du canal marginal du rein, ainsi que la nature particulière de l'oviducte des mêmes animaux et la régression qu'il subit chez certains d'entre eux, montrent à l'évidence la divergence de la marche évolutive suivie par l'appareil uro-génital chez les Gnathostomes.

Hermaphrodisme. — Une autre question se pose à propos de l'appareil génital, celle de savoir si, primitivement, cet appareil réunissait les deux sexes sur le même individu, ou si les ancêtres des Vertébrés étaient hermaphrodites.

Cette question a reçu des réponses très différentes et même contradictoires. Déjà la biologie générale ne permet pas d'affirmer d'une manière positive quel est l'état primitif, si c'est l'hermaphrodisme ou la dioécie. GEGENBAUR, HAECKEL, etc. tiennent pour l'hermaphrodisme, mais STEENSTRÜP, FRITZ MÜLLER, etc. sont d'avis contraire.

Il est certain que beaucoup d'Invertébrés hermaphrodites n'appartiennent pas à des groupes primitifs, mais semblent plutôt dériver de formes unisexuées. Ainsi les Oligochètes et les Gastéropodes pulmonés qui sont hermaphrodites se rattachent aux Polychètes et aux Gastéropodes marins qui sont unisexués.

Pour ce qui concerne les Vertébrés les opinions sont aussi divergentes. Les uns considèrent que l'anatomie comparée de ce groupe n'est aucunement favorable à l'hypothèse d'un hermaphrodisme primitif. On ne connaît, en effet, aucun Vertébré *primitif* qui soit hermaphrodite *effectif* (STÉPHAN), c'est-à-dire capable de fonctionner comme mâle et comme femelle. Les quelques hermaphrodites effectifs reconnus sont des Téléostéens (Serrans, etc.), très spécialisés, dont l'appareil génital est loin de présenter un type primitif.

Les exemples d'hermaphrodisme effectif connus ne prouvent donc rien en faveur de l'hermaphrodisme primitif.

Mais les partisans de ce dernier se rabattent sur l'ontogénie de l'appareil génital qui a paru à beaucoup d'auteurs, et encore récemment à W. FELIX, en donner une preuve certaine.

La manière dont on a conçu l'hermaphrodisme des embryons a beaucoup varié et cela a jeté une grande confusion dans la discussion de cette question, déjà difficile par elle-même. Pour donner une idée rapide des princi-

pales opinions présentées à ce sujet, on peut distinguer deux points de vue particuliers qui ont été envisagés tour à tour ensemble ou séparément par les différents auteurs. Le premier, se rapportant à la constitution histologique de la glande génitale, peut être désigné comme théorie de l'hermaphroditisme glandulaire; le second, tenant compte surtout des conduits génitaux, est la théorie de l'hermaphroditisme tubaire.

L'hermaphroditisme glandulaire a été observé d'une *manière positive* chez les embryons des Lamproies et chez les Téléostéens déjà signalés. Mais en dehors de ces cas, et en s'appuyant sur des considérations bien différentes, on a regardé à diverses reprises la glande sexuelle comme hermaphrodite. Certains auteurs ont admis que les cordons envoyés dans la glande génitale indifférente de l'embryon par le corps de Wolff fournissaient les éléments du sexe mâle, tandis que l'épithélium germinatif donnait les gamètes femelles. Toute ébauche de glande génitale contenant à un moment donné ces deux sortes de formations (épithélium germinatif et cordons wolffiens) était donc en réalité hermaphrodite et ne devenait unisexuée que par la perte ou la persistance à l'état rudimentaire de l'un d'eux. C'est ainsi que, poussant les choses à l'extrême, on put voir dans les cellules folliculaires d'un follicule de Graaf les éléments mâles de l'ovaire, et dans la cellule de soutien du tube séminifère un élément femelle.

Mais c'est surtout la disposition des canaux évacuateurs (hermaphroditisme tubaire) qui a conduit à l'idée de l'hermaphroditisme primitif. Le développement de ces canaux chez les Mammifères, la présence des conduits génitaux des deux sexes dans tous les embryons des Amniotes et celle de restes importants du mésonéphros semblant indiquer un temps où tous ces organes fonctionnaient côte à côte, ont souvent été regardés comme une des confirmations les plus éclatantes de la loi biogénétique fondamentale et comme la preuve de l'hermaphroditisme primitif.

Mais il faut se défier des applications de la loi biogénétique dans l'histoire de l'appareil uro-génital. Ainsi la présence d'une ébauche mammaire dans les embryons des deux sexes, qui a été invoquée en faveur de la théorie de l'hermaphroditisme primitif, ne peut indiquer un stade ancestral où tous les individus auraient eu des mamelles, car si les ancêtres des Mammifères ont jamais été hermaphrodites, ils ont cessé de l'être longtemps avant d'avoir commencé à allaiter leurs petits (STÉPHAN). Il ne faut pas oublier non plus que les traces de l'hermaphroditisme primitif sont mieux conservées chez les Mammifères que chez les Sauropsidés moins évolués. L'époophore, par exemple, s'observe seulement chez les premiers tandis qu'il manque chez les seconds, de sorte que l'on peut légitimement se demander si la loi biogénétique est bien fondée en tant qu'elle affirme une répétition de structures ancestrales, et si l'hermaphroditisme primitif principalement admis sur l'autorité de cette loi ne doit pas, au moins provisoirement, être mis en doute.

BIBLIOGRAPHIE

JOH. MÜLLER. *Bildungsgeschichte der Genitalien*, etc. Düsseldorf, 1830. — W. WALDEYER. *Eierstock und Ei*, etc., Leipzig, 1870. — C. SEMPER. *Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen*, etc. Arbeit. zool. Institut z. Würzburg, Bd II, 1875. — F. M. BALFOUR. *On the origin and history of the urogenital organs of Vertebrates*. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. X, 1876. — J. W. SPENGLER. *Das Urogenital System d. Amphibien*. Arb. zool. Inst. z. Würzburg, Bd III, 1876. — M. FÜRBRIN-

GER. *Zur vergleich. Anat. und Entwick. d. Exkretionsorgane d. Wirbeltiere.* Morph. Jahrbuch, Bd IV, 1878. — E. G. BALBIANI. *Leçons sur la génération des Vertébrés*, Paris, 1879.

ED. RETTERER. *Sur l'origine et l'évolution de la région ano-génitale*, etc. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1890. — H. KLAATSCH. *Ueber d. Descensus testicularum.* Morphol. Jahrbuch, Bd XVI, 1890. — J. E. V. BOAS. *Zur Morphol. d. Begattungs Org. d. Amnioten*, etc. Morph. Jahrb., Bd XVII, 1891. — R. SEMON. *Studien über d. Bauplan d. Urogenitalsystems*, etc. Ien. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd XIX, 1891. — F. TOURNEUX. *Développement des organes génito-urinaires chez l'Homme*, Atlas d'embryol. Trav. et mémoires des Facultés de Lille, T. II, 1892 (Voy. aussi Journ. de l'Anatomie, 1888 et 1889). — A. SOULIÉ. *Recherches sur la migration des testicules dans les principaux groupes des Mammifères*, Thèse Médecine, Toulouse, 1895. — E. ZUCKERKANDL. *Zur vergleich. Anat. der Ovarialtasche.* Anat. Hefte, Bd XXVI, 1897. — E. S. GOODRICH. *On the nephridia of Polychaeta*, Part II. Quart. Journ. of micros. Science, Vol. XLI, 1900, et part III, *id.*, Vol. XLIII, 1900. — V. H. WINIWARTER. *Recherches sur l'ovogénèse*, etc. Arch. Biologie, T. XVII, 1900. — P. BOUIN. *Histogénèse de la glande femelle chez Rana temporaria*, Arch. Biologie, T. XVII, 1900. — F. GUITEL. *Sur les néphrostomes et les canaux segm. de quelques Séla-ciens.* Arch. zool. exper., T. VII, 1900. — P. STÉPHAN. *De l'hermaphrodisme chez les Vertébrés*, Ann. Fac. Sciences, Marseille, T. XI, XII, 1901, et thèse médecine Montpellier, même année. — O. HUBER. *Die Kopulationsglieder d. Selachier.* Zeitschr. f. W. Zoolog., Bd LXX, 1901. — KERR J. GRAHAM. *On the male genito-urinary Organs of the Lepidosiren and Protopterus.* Proc. Zoolog. Soc. London, Vol. II, 1901. — K. E. SCHREINER. *Ueber die Entwick. d. Amniotenniere*, Zeitschr. f. W. Zoolog., Bd LXXI, 1902. — M. LIMON. *Etude histolog. et histogénétique de la glande interstit. de l'ovaire.* Arch. d'Anat. micros., T. V, 1902. — FR. KEIBEL. *Zur Anat. d. Urogenitalsyst. von Echidna.* Anat. Anz., Bd XXII, 1902. — A. FLEISCHMANN. *Morphol. Studien über Kloake und Phallus d. Amnioten* (Divers mémoires publiés par ses élèves in Morphol. Jahrb., Bd XXX, 1902; Bd XXXII, 1903; Bd XXXIV, 1905. — B. M. ALLEN. *The embryonic Develop. of the ovary and testis of the Mammalian.* Americ. Journ. of Anat., Vol. III, 1904. — MAX WEBER. *Die Säugetiere.* Iena, 1904. — G. LOISEL. *Les phénom. de sécrétion dans les gl. génitales.* Revue génér. et faits nouveaux. Journ. Anat. et Phys., années XL et XLI, 1904 et 1905. — B. HALLER. *Ueber d. Ovarialsack d. Knochenfische.* Anat. Anz., Bd XXVII, 1905. — W. FELIX und A. BÜHLER. *Die Entwicklung der Harn und Geschlechtsorgane*, in Handb. d. exp. und vergl. Entwickel. Lehre von O. Hertwig, Bd III, T. I, 1904-1906 (les considérations générales sont de FELIX seul). — F. GUITEL. *Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiésocidés.* Arch. Zool. expérim., Vol. X, 1906. — R. STANDFUSS. *Vergleich. histol. Stud. an d. Malpighischen Körperchen d. Niere*, etc. Arch. f. mikros. Anat., Bd XXII, 1907. — A. KRALL. *Die Männliche Beckenflasse v. Hexanchus*, etc. Morphol. Jahrbuch, Bd XXXVII, 1908. — B. HALLER. *Zur Phylogense d. Nierenorgans*, etc. Ienaische, Zeitschr. f. Naturw., Bd XLIII, 1908. — B. KERENS. *Recherches sur le développ. de l'appar. excré. des Amniotes*, Arch. Biologie, T. XXII, 1907. — ZARNIK, BORIS. *Vergleich. Studien über d. Bau der Niere von Echidna, und der Reptilienniere.* Ienaisch, Zeitsch. f. Naturwissensch., Bd LXVI, 1910.

CHAPITRE VIII

LA MÉTAMÉRIE CHEZ LES VERTÉBRÉS

V. p 38 d'invants
p 203 (Crâne) - 204

La question de la métamérie a déjà été envisagée à diverses reprises à propos de cas particuliers (squelette axial, muscles, système nerveux, etc.); nous l'examinerons maintenant à un point de vue général en précisant le rôle de la métamérie par rapport à l'organisme considéré dans son ensemble.

La métamérie est un des traits principaux de l'organisation des Vertébrés, et qui leur est commun avec beaucoup d'autres animaux, tels que les Annélides et les Articulés. Mais, à côté de ressemblances, la métamérie des Vertébrés présente par rapport à celle des animaux désignés ci-dessus des différences profondes qu'il faut étudier de plus près.

Les premières tentatives faites pour ramener la composition de l'organisme à un certain nombre de segments semblables se répétant sérialelement sont dues à deux professeurs de Montpellier, A. MOQUIN-TANDON et ANT. DUGÈS. Dans sa monographie des Hirudinées (1827) le premier désigna sous le nom de *zoonites* les segments typiques qu'il sut découvrir dans le corps de ces animaux, et un peu plus tard (1832); dans son *Mémoire sur la conformité organique dans l'échelle animale*, ANT. DUGÈS développa l'idée de la composition segmentaire des êtres avec de nombreux exemples et une grande hardiesse de vues. Ces idées furent appliquées ensuite avec plus ou moins de bonheur par différents naturalistes jusqu'au moment où HAECKEL les reprit dans sa *Morphologie générale* (1866), les codifia en quelque sorte et créa le nom de *métamère* dont on a vu plus haut la définition.

L'origine de la métamérie est encore discutée. Pour certains auteurs elle doit être cherchée simplement dans une raison mécanique. A la suite de l'accroissement du corps en longueur, les mouvements ondulatoires qui se propagent entre ses deux extrémités finiraient par provoquer le fractionnement de certains organes primitivement continus et placés de chaque côté du corps. Il se formerait ainsi une série de centres métamériques autour desquels se grouperaient les autres organes, et il en résulterait une segmentation de l'organisme en parties consécutives, reconnaissables extérieurement par des sillons marqués ou par la répartition des appendices, intérieurement par l'ordonnance des organes ou des parties se répétant.

C'est l'opinion à laquelle se rallie GEGENBAUR.

Pour d'autres, et notamment pour ED. PERRIER qui a développé ses idées sur ce sujet avec beaucoup d'ampleur, la métamérie résulte de la formation de colonies linéaires produites par bourgeonnement, les différents individus ainsi produits restant unis entre eux de telle manière que leurs organes de même nature se continuent les uns dans les autres.

Même à un examen superficiel la métamérie présente des caractères assez différents suivant les groupes.

Tantôt elle est plus visible sur un organe ou un système d'organes que sur un autre, et dans certains organes elle peut disparaître tout à fait. Elle laisse reconnaître des états de début qui souvent ne s'achèvent pas. Là où elle est le plus développée elle domine tout l'organisme et s'exprime dans tous les organes, de sorte que chaque métamère possède un représentant de tous les organes, et que même les organes communs à tous les métamères (système nerveux, système circulatoire) présentent une métamérie très marquée. Enfin les métamères peuvent même chez certains Vers parvenir à atteindre une valeur physiologique leur permettant de subsister isolément pendant quelque temps.

La valeur morphologique des métamères diffère suivant que l'on adopte la théorie mécanique ou la théorie coloniale. Dans le premier cas les segments ne sont point absolument égaux, car ils sont formés autour de parties préexistantes ayant déjà des caractères différents suivant le point de l'axe où ils se trouvent. Le premier segment qui comprend l'extrémité antérieure avec l'orifice buccal, par exemple, n'est pas identique au dernier segment qui porte l'orifice anal, et les segments moyens contiennent en général des organes qui ne se prolongent point jusque sur les segments extrêmes. L'inégalité des segments est donc initiale et essentielle.

Dans le second cas, au contraire, chaque segment représentant un individu renferme comme celui-ci tous les organes de l'espèce. Si dans la colonie achevée les segments extrêmes diffèrent des moyens, c'est par adaptation au rôle spécial qui leur incombe et pour lequel ils développent certaines parties (organes sensoriels, par exemple) qui s'atrophient dans les segments intermédiaires où ils ne présentent plus d'utilité, tandis que d'autres organes se développent plus fortement. Ici la différence entre les segments est secondaire et acquise. Mais dans les deux cas la notion de métamère est bien nette et signifie un segment du corps renfermant sinon tous les organes de l'espèce, du moins ceux qui sont essentiels et caractéristiques. Un métamère ainsi conçu est une véritable individualité morphologique facile à saisir et à retrouver sous ses différentes formes, c'est un métamère vrai, tel que le comprend HAECKEL (voy. p. 9).

Malheureusement on a souvent étendu la valeur de l'adjectif métamérique et on l'a appliqué à toutes les formations, même de valeur très accessoire, qui peuvent se répéter un certain nombre de fois le long de l'axe longitudinal du corps. Ainsi on a désigné comme métamériques les rayons des nageoires impaires qui sont en nombre variable dans l'étendue d'un même segment. On a même qualifié de métamérique la disposition des cornes chez certains Moutons qui en présentent deux paires, l'une antérieure, l'autre postérieure. C'est par le même abus de langage, bien que moins grave cependant dans ce cas, que l'on a parlé de la métamérie des arcs branchiaux. Il ne pourrait en être question que si ces arcs faisaient partie véritablement du segment primordial typique, mais rien n'est moins certain que cela, et l'expression métamérie branchiale ne peut être prise que dans le sens de répétition des arcs sur l'axe longitudinal.

Ces réserves faites et en conservant au terme métamère sa signification précise de segment primordial ou fondamental, il faut voir comment sont constitués ces segments chez les Vertébrés, et quel est leur rôle dans l'organisation.

On a d'abord pris le segment vertébral comme type du métamère chez les Vertébrés, mais cette manière de voir a dû être abandonnée. L'appareil squelettique se constitue en effet relativement tard, les corps de vertèbres en particulier manquent encore à beaucoup d'animaux à l'heure actuelle et faisaient défaut chez un nombre encore plus grand aux anciennes époques géologiques. De plus la segmentation du squelette peut parfois induire en erreur. Sans parler de la constitution singulière des vertèbres d'*Amia*, qui ne coïncident point exactement avec les métamères, on se rappelle l'erreur où conduisit la segmentation de la base du crâne chez les Mammifères, qui avait fait penser à l'existence de quatre vertèbres ou segments craniaux, nombre manifestement insuffisant si la tête était véritablement segmentée. Aussi GEGENBAUR, lorsqu'il reprit l'étude de la composition de la tête, laissa de côté le squelette et se servit des paires nerveuses comme marque de la constitution segmentaire du crâne.

Les données embryologiques ont été aussi prises pour base et l'on a regardé comme type du métamère le somite mésoblastique, c'est-à-dire le segment mésodermique formé par le feuillet moyen, avec les parties ectodermiques, entodermiques et vasculaires correspondantes. Le segment type du Vertébré parut alors formé d'une zone ectodermique enveloppant une paire de somites mésoblastiques entre lesquels étaient placés un segment nerveux ou neuromère avec une paire de nerfs de chaque côté et un segment intestinal. La portion mésodermique du segment comprenait elle-même un myotome ou segment musculaire, un néphrotome ou segment rénal et un segment de la cavité coelomique. La portion vasculaire du segment était représentée primitivement par les tronçons correspondants de la veine sous-intestinale et de l'aorte, reliés entre eux par un vaisseau transversal de chaque côté.

Des métamères ainsi constitués se retrouvent effectivement sur une grande longueur du corps des Vertébrés, mais il s'y ajoute en un point des organes importants dont il faut voir s'ils font normalement partie du métamère typique, ou au moins quels sont leurs rapports avec lui, ce sont les arcs branchiaux. GEGENBAUR regardait le squelette des arcs branchiaux comme représentant les arcs ventraux des vertèbres craniennes, il le comparait aux côtes. Cette comparaison ne peut être acceptée à cause des rapports particuliers de ces arcs qui siègent dans la paroi du pharynx et non dans celle du soma, comme les côtes. De plus les arcs branchiaux ne coïncident point avec les métamères de la région où ils se trouvent, mais sont en général en nombre beaucoup moindre que ces derniers. La *branchiomérie*, comme l'on dit pour désigner la métamérie des arcs, ne coïncide point avec la métamérie générale. A un moment donné on pouvait espérer prouver que cette coïncidence avait eu lieu autrefois. Lorsque VAN WIJHE rattacha les cavités céphaliques des arcs à des somites ou mieux à des myotomes placés dorsalement à elles, on put penser que l'arc n'était que le prolongement ventral de ces derniers et qu'il y avait primitivement autant des uns que des autres. Mais les travaux de FRORIEP ont montré que les arcs sont tout à fait indépendants des myotomes et se forment dans un mésoderme spécial qui n'a rien de commun avec le mésoderme segmenté de la région céphalique, lequel disparaît avant la formation du mésoderme branchial. Dans ces conditions il paraît probable que les arcs sont absolument indépendants de

la métamérie embryonnaire du corps; ce sont des formations plus tardives, qui revêtent à leur tour une disposition sériale, par suite apparemment métamérique, mais dont le principe est à chercher tout à fait en dehors de la métamérie initiale.

Il est probable aussi que les arcs ont toujours été en nombre assez limité et ne se sont étendus que sur une région restreinte du corps, loin de se poursuivre, comme le pensait DOHRN, en avant et surtout en arrière de leurs limites actuelles sur une grande longueur. Et sans vouloir prétendre qu'il n'y a jamais eu plus d'arcs branchiaux chez les Vertébrés que l'on n'en observe actuellement chez leurs embryons, je pense que c'est une erreur de les croire aussi répandus que l'imaginait DOHRN. L'exemple de l'*Amphioxus* ne signifie rien, car sa cage branchiale est tout autre chose que celle des Cyclostomes ou des Poissons (voy. p. 586), et les conditions de motilité et d'équilibration du corps des Vertébrés aquatiques ont toujours dû s'opposer à une extension de la région branchiale plus grande que celle observée couramment. D'ailleurs aucun Vertébré fossile connu n'indique un développement excessif des formations branchiales, et les Squales à sept ou même à huit fentes branchiales n'avaient pas pour cela une région branchiale plus développée que les actuels, comme je l'ai montré en comparant *Hexanchus* avec les Squales pentanches (1908). On peut donc éliminer les arcs ou les poches branchiales de la constitution générale des métamères, en les considérant comme des formations simplement locales, et garder pour les segments la définition qui a été donnée plus haut.

Mais le segment des Vertébrés se comporte d'une façon assez différente de celui des autres animaux articulés. Chez ces derniers — et notamment chez les Arthropodes dont le corps, bien que composé de segments très nets, est bien mieux individualisé que chez les Annélides et se rapproche par suite bien plus de celui des Vertébrés — les segments se poursuivent sur toute la longueur de l'individu en conservant leur constitution fondamentale et toutes leurs parties principales. Sans doute les appendices manquent généralement sur la plupart des segments de l'abdomen, mais ces derniers renferment, comme les autres, leur segment intestinal et leur segment nerveux. Un anneau d'un Arthropode est toujours beaucoup plus complet qu'un métamère de Vertébré. DOHRN a donné, il y a vingt-cinq ans, une formule qui exprime bien la manière dont les métamères se comportent suivant la longueur du corps. « La queue des Vertébrés représente la partie dorsale aujourd'hui prépondérante (du métamère), seule la veine caudale est un reste de la partie ventrale. Inversement, la tête représente la partie ventrale prépondérante, le cerveau et la moelle restant seuls des parties dorsales. Le tronc compris entre les nageoires pectorales et ventrales renferme seul les deux parties. » Mais, en dehors même du balancement que l'on observe, comme le fait remarquer DOHRN, entre le développement des parties ventrales et dorsales des métamères des deux extrémités, il y a encore des différences de détail à noter. Il n'y a jamais de néphrotomes dans l'extrémité céphalique, jusqu'au dernier arc branchial inclus, et les néphrotomes ne se produisent pas non plus, même dans les types primitifs (Squales), en arrière du cloaque qu'ils ne dépassent jamais que dans quelques rares segments.

Le nombre des segments est aussi très variable chez les Vertébrés, et cela prouve bien qu'ils n'ont point un rôle aussi prépondérant dans la constitution du corps que chez les autres articulés, ou si l'on veut qu'ils sont beaucoup plus subordonnés au corps lui-même. Chez tous les Arthropodes supérieurs (Insectes, Crustacés Décapodes) comparables par leur haute individualité aux Vertébrés

eux-mêmes, le nombre des segments est très fixe tandis qu'il varie énormément chez les Vertébrés. Un Squalé, en ne comptant comme segments que ses vertèbres — (la polyspondylie ne peut influencer ces résultats, et sa présence même les confirme en montrant le peu de fixité du segment squelettique) — peut compter plus de deux cent cinquante métamères, tandis que chez certains Téléostéens (*Plectognathes*) leur nombre descend au dessous de vingt. Une Grenouille ne possède pas plus de dix à onze segments post-craniaux, si l'on en juge par ses nerfs, et cependant ces onze segments ont engendré un appareil viscéral et un système musculaire aussi complexe que celui des animaux pourvus d'un bien plus grand nombre de segments.

L'individualité des métamères des Vertébrés, bien qu'indiscutable sous certains rapports, est cependant loin d'être parfaite. En effet, à leurs extrémités périphériques, les paires nerveuses métamériquement disposées ne s'arrêtent point aux limites du métamère auquel elles appartiennent mais les franchissent et se répandent sur les métamères voisins. On sait depuis longtemps que chaque nerf sensible envoie ses dernières ramifications sur le métamère qui précède et sur celui qui suit le sien propre, de sorte qu'il y a un chevauchement très prononcé des différents territoires nerveux. Il en est de même pour les nerfs moteurs et pour les muscles auxquels ils se rendent. BRAUS a montré expérimentalement que l'excitation d'un seul nerf de la nageoire pectorale d'un Squalé fait contracter au moins trois ou quatre bandes musculaires, complètement séparées les unes des autres chacune par une inscription tendineuse, ce qui s'explique aisément par le chevauchement et le mélange des muscles dérivant des différents métamères. Ce mélange peut d'ailleurs se comprendre par la comparaison suivante de MOLLIER. Si l'on se représente qu'à chaque matériel de formation des muscles appartenant à différents nerfs spinaux répondent tout autant de petits sacs remplis de grains, suspendus les uns à côté des autres, et si l'on fait à chacun de ceux-ci un trou par lequel le grain peut couler lentement sur le sol, il en résultera d'abord des tas séparés, puis ceux-ci s'agrandiront et se fusionneront de manière que le grain des divers sacs se mêlera, mais cependant le grain placé sous chaque sac viendra principalement de celui-ci. De même s'opère un mélange analogue du matériel métamérique et un entrecroisement correspondant des filaments nerveux, sans perte de l'ordre sériel général des muscles et des nerfs. On observe un mélange analogue chez les Sélaciens sur les muscles droits de l'abdomen, les muscles épi- et hypobranchiaux.

Le rôle des segments dans le développement de l'organisation est en outre assez peu considérable, car c'est justement dans la région où la segmentation est la moins marquée que s'effectuent les changements les plus grands. Toute la région antérieure du crâne en effet, tout le paléocrâne, ne présente point une segmentation décidée. Les segments mésodermiques n'y ont qu'une existence temporaire, la chorde ne s'y prolonge point et on peut douter que toute cette partie préchordale ait jamais été segmentée. Sans doute on peut observer, d'après certains auteurs, une segmentation du névraxe qui se poursuivrait jusque sur le cerveau antérieur répondant lui-même au premier neuromère, mais outre que cette neuromérie n'est pas encore établie d'une façon indiscutable et que les observations sur lesquelles elle repose sont peut-être susceptibles d'une interprétation différente de celle qui en a été donnée, le développement ultérieur ne paraît point lié forcément à un progrès résultant par exemple de la fusion de segments, comme cela s'observe dans les Arthropodes. Lorsque les ganglions de deux ou de plusieurs métamères voisins se

fusionnent chez ces derniers, on comprend que l'organe qui en résulte puisse présenter quelques particularités nouvelles, car des groupes cellulaires échangés ont pu devenir l'origine de centres nouveaux. Dans le développement du cerveau antérieur il n'y a rien de pareil, et tout le matériel initial reste le même, il dérive d'un seul et unique neuromère. Mais ce neuromère spécial grandit, se développe d'une manière intense dépassant de beaucoup les limites habituelles d'un segment et tire de son propre fonds tout ce qu'il fait, sans recevoir des segments voisins aucun secours. Quel rapprochement peut-on faire entre le cerveau antérieur et le segment nerveux ordinaire d'un métamère? Et alors que devient le rôle organogénétique du segment, ou encore qu'est ce segment dans cette région de l'organisme achevé?

D'autres faits montrent encore qu'il faut prendre le terme segment, quand il s'agit des Vertébrés, dans un sens un peu spécial. Lorsqu'on voit un nombre de segments très variable, même dans des animaux peu éloignés les uns des autres, être incorporés au crâne (nerfs spino-occipitaux), peut-on imaginer que la tête est vraiment composée d'un nombre si différent de métamères dans des êtres voisins? Cela est bien improbable et bien peu compréhensible, si l'on pense à des métamères complets munis de tous leurs éléments essentiels. Mais les choses deviennent au contraire très claires si l'on prend garde qu'il ne s'agit en somme que de *segments nerveux embryonnaires* accompagnés de somites destinés à disparaître.

Ces segments nerveux sont pourvus, au moment où leur incorporation au crâne se fait, d'une paire nerveuse composée de quelques fibres sensibles se rendant à la peau et de quelques fibres motrices pour le myotome correspondant. Mais le développement n'étant pas encore achevé ce ne sont en réalité que des rudiments de paire nerveuse et même le plus souvent, dans les paires antérieures, les éléments sensitifs manquent absolument. Les éléments cellulaires du neuromère qui ne sont pas en rapport direct avec les fibres de cette paire nerveuse rudimentaire sont encore à l'état indifférent ou à l'état d'attente. Lorsque par suite de la topographie des régions en présence, ces premiers neuromères spinaux encore rudimentaires sont englobés dans le cerveau, leur paire nerveuse peut disparaître, soit parce que les fibres sensibles perdent leurs rapports avec la peau, soit parce que leurs muscles gênés par le développement de l'appareil branchial sont comprimés et s'atrophient entraînant la disparition des fibres motrices; dès lors les éléments encore indifférents des neuromères captés se modèleront sur ceux de la nouvelle région à laquelle ils appartiennent désormais, ils passeront au service des nerfs crâniens dont ils viendront grossir les noyaux, et les éléments spinaux proprement dits (somatiques sensibles et somatiques moteurs), s'atrophieront réellement ou seront complètement masqués par le développement des éléments de nouvelle formation. Mais on comprend bien qu'il ne peut être question dans ce processus de l'englobement de métamères complets et tout formés dont on devrait retrouver des traces. Il s'agit simplement de l'attribution à un organe, le cerveau, d'une longueur plus ou moins grande de la moelle sur le trajet de laquelle, à cause des myomères embryonnaires déjà existants, s'étaient formés des rudiments de paires spinales, n'atteignant pas même de loin la valeur d'une semblable paire adulte, et les éléments de cette moelle seront employés à une tout autre fonction que si cette partie était restée médullaire. Cette opinion paraît d'autant plus vraisemblable que cela se passe précisément dans la région où la partie ventrale des segments primordiaux a disparu devant le développement excessif

d'une partie nouvelle intercalée, la région branchiale. Point de difficulté par conséquent à ce que les métamères soient bien réduits à ce niveau à leur neuromère et à son enveloppe squelettique. En même temps, du reste, le développement précoce de l'englobement d'une partie de la moelle fait qu'il porte sur des métamères embryonnaires, par conséquent sur des parties très modifiables et non sur des métamères achevés.

Pour toutes ces raisons la métamérie des Vertébrés se présente avec des caractères tout à fait particuliers. D'ailleurs la segmentation ne porte chez eux que sur le mésoderme (FRORIEP), et peut-être même, devrait-on dire d'une manière plus exacte, sur sa partie dorsale seulement (lame protovertébrale ou segment primitif), tandis que sa partie ventrale ou plaque latérale reste continue ou insegmentée. Sans doute chez les Vertébrés inférieurs la segmentation s'étend aussi sur les néphrotomes, mais on pourrait se demander si la séparation de ceux-ci n'est pas une conséquence de leur continuité avec la partie dorsale du mésoderme, et si, au fond, la segmentation ne s'étend pas exclusivement à cette dernière, comme le montre le cas des Amniotes. Dans ce cas il faudrait donc réduire encore le rôle de la segmentation chez les Vertébrés et dire qu'elle se limite aux myotomes, que c'est par conséquent une segmentation purement musculaire.

Cette segmentation musculaire constitue un fait très remarquable, encore mal expliqué. Elle est sans doute favorable à la formation des systèmes musculaires les plus divers et les plus compliqués, parce qu'elle donne la possibilité d'obtenir des longueurs de fibres très variables, par la fusion bout à bout de fibres myotomiques (voy. p. 262) et par la facilité que la limitation de la longueur des fibres primitives à celle d'un myotome donne pour tous les glissements, les changements de position et de direction de ces fibres nécessités par la constitution des différents muscles. Il est possible aussi que la segmentation musculaire soit en rapport avec la nature des mouvements chez les premiers Vertébrés où toute la locomotion est sous la dépendance des masses latérales. Il pourrait y avoir une relation entre la disposition de ces masses musculaires segmentées et la propagation de l'influx nerveux moteur à travers la moelle épinière.

Il ne faut pas oublier, en effet, que les Vertébrés sont essentiellement des animaux mobiles. Leur corps renferme plus de tissu musculaire que celui d'aucun autre groupe, et cette particularité a frappé depuis bien longtemps les observateurs. OKEN, dans sa classification, opposait les Vertébrés aux Invertébrés sous le nom d'*Animaux-chair* (Fleischthiere), et il consacrait ainsi la caractéristique la plus frappante de ces êtres. Ce sont des animaux capables de mouvements de locomotion très étendus, très soutenus et très rapides. Leur organisation tout entière est en corrélation avec cette propriété, et si par adaptation quelques-uns sont devenus lents et presque immobiles, ils n'en conservent pas moins la disposition fondamentale du groupe, c'est-à-dire un énorme appareil musculaire bien coordonné, servi par un système nerveux très complexe, averti lui-même par les organes sensoriels les plus développés que l'on connaisse et qui détermine des mouvements d'une incroyable justesse et d'une grande rapidité lorsqu'un animal se précipite sur sa proie ou fuit celui qui le chasse. C'est encore à ce système musculaire qu'il faut penser lorsqu'on réfléchit à cette observation bien connue que les Invertébrés mangent pour croître et pour se reproduire, tandis que les Vertébrés mangent pour emmagasiner de l'énergie mise en réserve dans leur système musculaire et dépensée par ce der-

nier suivant les besoins, quelquefois même simplement pour agir comme on le voit si bien chez les jeunes qui jouent.

La métamérie des Vertébrés est donc primitivement et chez l'embryon une métamérie purement musculaire, mais celle-ci entraîne naturellement la segmentation du reste. Elle cause la distribution segmentaire des fibres nerveuses qui s'échappent de la moelle à des intervalles réguliers et suivent le chemin le plus simple pour se répandre au loin, celui que leur offrent les myoseptes. Les vaisseaux transversaux qui réunissent les premières artères aux premières veines suivent le même chemin et deviennent par là métamériques, ce sont les vaisseaux segmentaires. La segmentation musculaire détermine consécutivement la métamérie du squelette axial et de toutes les parties squelettiques qui s'y rattachent. Elle peut même influencer sur les productions cutanées qui se plient à la métamérie des muscles sous-jacents et ainsi de suite.

Dans la portion moyenne du corps dispensée de certaines nécessités qui s'imposent aux extrémités, comme la présence d'organes des sens pour l'extrémité antérieure, la métamérie est toujours plus clairement exprimée parce qu'elle n'est dérangée par rien. On trouve alors réunies toutes les parties fondamentales d'un métamère typique, même chez les animaux les plus supérieurs, comme on le voit au niveau des côtes de l'Homme. Mais il est bien évident que cet état est secondaire, acquis, et qu'il ne rappelle rien de directement primitif. Si l'on en doutait, il serait facile en suivant cette métamérie de la région dorsale en avant ou en arrière, de la voir bientôt troublée, modifiée par l'intervention de quelque partie qui, si petite qu'elle soit, influera sur le tout, comme on le voit par exemple pour les corps suprarénaux et les artères segmentaires dans la partie antérieure de la cavité abdominale des Squales.

La notion qui résulte de tout cela, c'est que les Vertébrés sont parmi les êtres segmentés dans une situation très spéciale. La segmentation n'est point chez eux toute-puissante sur l'organisation et ne la domine point toujours et partout de façon à être toujours reconnaissable comme elle l'est chez les Arthropodes. Elle porte en effet presque, sinon tout à fait exclusivement, sur un seul système, le système musculaire dont la segmentation entraîne secondairement celle de la plupart des autres systèmes. Aussi cette segmentation déjà limitée chez l'embryon, ne s'exprime pas également partout avec la même intensité, et il est une région très importante, la tête, où elle est absente, masquée ou déformée et en tous cas réglée sur un autre rythme que dans le reste du corps (nerfs craniens). Comme elle s'établit peu à peu au cours du développement elle peut atteindre là où rien ne la gêne un état très parfait, ainsi qu'on le voit dans la région moyenne du tronc, mais il est visible aussi qu'elle est alors secondaire.

Grâce à ces propriétés spéciales des métamères chez les Vertébrés, grâce surtout à l'indépendance considérable de leurs organes, certains de ceux-ci peuvent arriver à prendre un développement très grand, sans le concours des segments voisins et par conséquent d'une manière tout à fait indépendante de la segmentation, comme le fait par exemple le cerveau antérieur, bien qu'il dérive pour certains d'un unique neuromère. Un fait analogue s'observe pour la plupart des viscères qui se développent chacun pour leur compte et suivant les besoins, sans dépendre aucunement des métamères auxquels, étant à l'état d'ébauches, ils ont appartenu; soit que, comme le cœur, ils forment leurs différentes chambres sans employer pour chacune d'elles un matériel métamérique fixe; soit que, comme le rein, ils multiplient leurs éléments initiaux dans un

nombre relativement restreint de métamères si bien que les canalicules urinaires deviennent par cette multiplication même et par les déplacements que subit le rein définitif, en quelque sorte indépendants de la métamérie ou tout au moins sans relation directe avec elle.

La tête des Vertébrés se trouve, vis-à-vis de la métamérie, dans une situation particulière. Elle est composée, comme on l'a vu page 206 et suivantes, de deux parties : le paléocrâne et le néocrâne. Le premier comprend l'extrémité rostrale du corps avec l'encéphale jusqu'en arrière du vague, les organes des sens supérieurs, la bouche et les arcs viscéraux. Le second est formé d'une certaine étendue de la région faisant suite au paléocrâne (région spinale) et qui lui est annexée dans des proportions variables suivant les cas.

Il est bien possible que le paléocrâne n'ait jamais été formé de métamères comparables à ceux qui se trouvent en arrière de lui. Son squelette est encore chez les Cyclostomes, et était vraisemblablement chez tous les Vertébrés primitifs insegmenté ou aspondyle (GAUPP). L'encéphale ne paraît pas non plus avoir été formé primitivement de métamères, car la distribution de ses éléments en colonnes fonctionnelles spéciales paraît beaucoup plus importante que sa métamérie (JOHNSTON), et on a vu plus haut, page 572 que la constitution segmentaire n'explique guère son développement. La segmentation des nerfs craniens, loin d'indiquer une métamérie égale à celle du reste du corps, est causée uniquement par la répétition sériale des parties auxquelles ils se rendent, les arcs viscéraux, et cette répétition n'a aucunement une valeur segmentaire comme le montre la variabilité des arcs chez les Cyclostomes. On ne peut admettre en effet que le nombre des segments puisse varier dans des espèces du même genre comme varie le nombre des poches branchiales chez *Bdellostoma* où elles vont de six à quatorze. Quant aux autres nerfs craniens qui n'appartiennent pas au système viscéral, leur distribution par paires s'explique suffisamment par la symétrie bilatérale qui domine l'organisation des Vertébrés. Par conséquent, on peut admettre que le paléocrâne n'a jamais présenté la structure métamérique du reste de l'organisme.

Quant au néocrâne, nous nous sommes déjà expliqué, ci-dessus, sur sa valeur segmentaire. Il est clair que ce ne sont point des métamères complets, adultes, qui sont captés et annexés au paléocrâne hors de sa formation, mais simplement des métamères *embryonnaires*. De plus, ce n'est pas la nécessité d'un perfectionnement résultant de l'agglomération d'un nombre plus grand de neuromères dans l'encéphale qui décide de l'annexion d'une portion plus ou moins étendue de la région spinale à la suite du paléocrâne, c'est simplement la forme de la région céphalique, ce sont ses rapports vis-à-vis de l'ensemble du corps qui règlent l'étendue de la moelle à englober dans la tête.

Pas plus dans le paléocrâne que dans le reste du corps on ne trouve des *segments vrais*, équivalents, se comportant comme des anneaux égaux d'une chaîne et s'imposant à l'organisation tout entière. Là aussi la métamérie ne porte que sur un des systèmes, sur le système des arcs viscéraux.

On ne peut donc admettre chez les Vertébrés la théorie coloniale de la métamérie. La métamérie est en effet toujours réduite chez eux, primitivement, à un petit nombre de systèmes (le système musculaire dans la région spinale, le système des arcs viscéraux dans la région céphalique) qui, secondairement, imposent aux organes de leur voisinage une métamérie concordante avec la leur ou complémentaire. Cette métamérie apparente est favorisée et développée par la structure eudipleure, caractéristique des animaux mobiles comme

le sont par excellence les Vertébrés, et qui exige sur toute l'étendue de leur organisme des organes parfaitement pairs.

A la tête les deux métaméries musculaire et viscérale chevauchent plus ou moins l'une sur l'autre et s'entre-pénètrent d'une manière plus ou moins compliquée.

On peut conserver le terme métamérie, mais en se rappelant bien qu'il a chez les Vertébrés une signification très spéciale, et que loin d'indiquer la présence de segments élémentaires équivalents soudés en une chaîne à peu près homogène, il signifie seulement répétition sériale d'organes causée par la métamérie branchiale, par la métamérie musculaire et par la structure eudipleure.

BIBLIOGRAPHIE

Pour la métamérie voyez les indications données au chap. I, p. 44, et à propos de la théorie vertébrale du crâne, p. 209. En outre : A. MOQUIN-TANDON. *Monographie de la famille des Hirudinées*, Montpellier, 1827. — ANT. DUGÈS. *Mémoire sur la conformité organique dans l'échelle animale*, Montpellier, 1832. — E. HAECKEL. *Generelle Morphologie d. Organismen*, 1866. — ED. PERRIER. *Les colonies animales*. Paris, 1881. — ANT. DOHRN. *Studien z. Urgeschichte*, etc. St. VIII et XV. Mitth. aus d. Zool. Stat. z. Neapel, Bd VI, 1886, et IX, 1890. — ED. MEYER. *Die Abstammung d. Anneliden. Der Ursprung d. Metamerie*, etc. Biolog. Centralblatt, Bd X, 1890. — RACOVITZA. *Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes*. Thèse Sciences, Paris, 1896. — A. PRENANT. *La métamérie céphalique*. Revue génér. des Sciences, T. I, 1890. — L. BOLK. *Beziehungen zw. Skelett, Muskulatur und Nerven d. Extremitäten*, etc. Morphol. Jahrb., Bd XXI, 1899, 1900. — ED. LAGUESSE. *Revue d'Anatomie in Revue générale des Sciences*, 1901. — 1900 J. LUBSEN. *Untersuch. zur vergleich. Segmental-Anatomie*. Petrus Camper Deel 2 af. 1. 1903. — L. VIALLETON. *Sur les arcs viscéraux et leur rôle topogr.* Arch. Anat. micros., T. X, 1908 (contre l'extension des arcs branchiaux sur une grande partie du corps).

TROISIÈME PARTIE

LE PHYLUM DES VERTÉBRÉS

TABLEAU SOMMAIRE DES FORMES FOSSILES ET VIVANTES

Montrer ce qu'est le phylum des Vertébrés, quelles sont ses limites, comment il se ramifie et se distribue dans le temps, est le complément indispensable de toute étude morphologique de ces êtres, parce que cela indique les différentes modifications dont leur morphologie est susceptible et résume en quelque sorte leur évolution. Sans doute il ne peut être actuellement question d'exposer d'une manière pleinement satisfaisante l'évolution de ce phylum; trop de données morphologiques et paléontologiques manquent encore, mais sans prétendre atteindre cet idéal, objet de la science de demain, on peut cependant montrer ce que l'on sait déjà, indiquer le moment de l'apparition des premiers Vertébrés et leur constitution anatomique, suivre dans les couches géologiques la succession des formes, la naissance des groupes nouveaux, l'extinction des anciens, en un mot exposer le déploiement évolutif du phylum à l'aide des données positives de la paléontologie et de la zoologie.

Même avec les graves lacunes qu'il comporte inévitablement (voy. p. 716), un tel tableau est cependant fort instructif, parce qu'il fait toucher du doigt l'importance vraie et l'étendue réelle des changements réalisés depuis les premiers Vertébrés connus jusqu'à nos jours. C'est un véritable étalon pour l'évaluation des transformations opérées depuis la fin de la période silurienne. Les Vertébrés fournissent sous ce rapport les documents positifs les plus importants que nous possédions, parce qu'ils sont de beaucoup les êtres les plus susceptibles de perfectionnement; ce sont eux qui ont subi les changements les plus grands et réalisé les progrès les plus considérables, comme le prouve le cas de l'Homme; ce sont par conséquent les plus propres à donner une idée de l'importance réelle des transformations survenues depuis cette époque si reculée.

Le tableau synoptique du phylum des Vertébrés donné ici ne prétend aucunement être un exposé zoologique comportant des définitions parfaites des différents groupes. Bien des caractères importants ont dû être négligés pour diverses raisons. D'abord comme les animaux éteints qui occupent dans cet exposé une large place ne sont connus que par leur squelette, celui-ci a été

employé presque exclusivement pour définir les groupes, même les actuels, afin d'avoir des caractéristiques toujours comparables. D'autre part, dans les groupes très riches en espèces, les subdivisions en sous-ordres et en familles, quelquefois même en ordres (Oiseaux), sont fondées sur des détails de structure dont il n'est pas question dans les descriptions de la deuxième partie et qui demanderaient pour être compris des explications hors de proportion avec la nature de ce livre. Dans ce cas on a essayé de caractériser ces subdivisions par les relations généalogiques qu'elles offrent entre elles ou avec les divisions d'ordre immédiatement supérieur, de manière à faire connaître, sinon les traits qui permettent de les situer dans les descriptions systématiques, du moins leur place dans l'ensemble et leur importance par rapport aux grandes subdivisions du phylum, ce qui est l'essentiel.

Pour rendre cette description plus claire, nous l'avons accompagnée de tableaux donnant le mode de ramification de chaque grand groupe et la répartition de ses différents rameaux dans le temps. Le tableau I, par exemple, représente les subdivisions de la classe des Poissons en sous-classes et en ordres, en même temps que la distribution de chacune de ces subdivisions à travers les couches géologiques. Les traits pleins indiquent l'extension d'un groupe dans le temps, à partir du moment où il est connu *au moins par un représentant fossile*. Les traits ponctués qui relient les différents rameaux représentent leurs liens généalogiques présumés et les êtres encore inconnus qui les établissaient.

Ce mode de représentation offre des inconvénients incontestables. D'abord il figure les rapports des différents êtres sous la forme d'arbres généalogiques, et il est encore bien imprudent pour nombre de cas de les établir. De plus, comme les ramifications d'une même souche sont étalées dans un même plan il est impossible de représenter leurs relations véritables, le faisceau conique convergeant sur la souche qu'elles forment en réalité étant par cela même en quelque sorte disloqué. Ces inconvénients disparaissent à la lecture du texte qui rétablit les choses en leur état, aussi n'ai-je pas hésité à employer les tableaux en question, estimant qu'avec tous ces défauts et d'autres encore dont nous parlerons plus loin (voy. p. 716), ils avaient au moins l'avantage de donner rapidement une idée suffisante de la distribution des Vertébrés dans le temps et de montrer l'évolution réelle, paléontologique, de ces êtres, d'après les documents actuels. Cette évolution réelle est à opposer à celle que l'on dessine souvent, sans y prendre garde, dans les arbres généalogiques faits exclusivement d'après le point de vue zoologique et dans lesquels les groupes supérieurs sont toujours au sommet des ramifications, à leurs extrémités. En réalité il n'en est point ainsi dans la nature et les groupes les plus différenciés des Mammifères par exemple ne sont point l'évolution ultime et récente du tronc de ce groupe, mais ils plongent eux-mêmes profondément leurs racines jusqu'au moment où les autres rameaux moins avancés se sont formés.

BIBLIOGRAPHIE

Pour l'étude générale du phylum des Vertébrés, voyez les ouvrages suivants : C. CLAUS. *Traité de Zoologie*, 2^e édit. franç. par G. Moquin-Tandon, Paris, 1881. — ALB. GAUDRY. *Les enchainements du monde animal*, etc. 3 vol. Fossiles primaires, 1885; Fossiles secondaires, 1890; Mammifères tertiaires, 1895 (nouv. tirage). — E. TROUVERSART. *La Géographie zoologique*, Paris, 1890. — C. ZITTEL. *Traité de Paléontologie*, traduct. franç. par Ch. Barrois, Paléozoologie, T. III et IV (Vertebrata), 1893-94. — E. HAECKEL. *Systematische Phylogenie d. Wirbeltiere*.

Berlin, 1895. — ALB. GAUDRY. *Essai de Paléontologie philosophique*, Paris, 1896. — Y. DELAGE et EDG. HÉROUARD. *Traité de Zoologie concrète*, T. VIII. Les Procordés, Paris, 1898. — SM.-A. WOODWARD. *Outlines of Vertebrate Paleontology*, etc. Cambridge, 1898. — G.-F. HARMER. *Hemichordata in the Cambridge natural History*, Vol. VII, 1904. — W.-A. HERDMAN. *Ascidians and Amphioxus*, *ibid.* — CH. DEPÉRET. *Les transformations du règne animal*, Paris, 1907. — O. ABEL. *Bau und geschichte der Erde*. Wien und Leipzig, 1909. — Voyez en outre : G. SEMPER. *Die Stammesverwandschaft d. Wirbeltiere*, etc. Arbeit. aus d. Zool. Instit. zu Würzburg, Bd II, 1875. — A. WILLEY. *Amphioxus and the Ancestry of Vertebrates*. New-York, 1894. — CH. SEDGWICK MINOT. *Contribution à la détermination des Ancêtres des Vertébrés*. Arch. Zoolog. expériment., 3^e série, T. V, 1897. — ED. PERRIER. *L'origine des Vertébrés*. Revue générale des Sciences, 1898. — L. ROULE. *Études sur... et sur les affinités des Chordés*. Arch. Zool. expér., sér. 4, T. X, 1909. — Voy. aussi les ouvrages indiqués pour chaque classe.

CHAPITRE PREMIER

LIMITATION DU GROUPE DES VERTÉBRÉS — L'AMPHIOXUS

Il importe maintenant de définir la valeur du terme Vertébrés et de préciser dans quelles limites ce groupe doit être enfermé. Les opinions sont sur ce dernier point assez contradictoires. Elles varient naturellement suivant l'idée que l'on se fait de l'origine des Vertébrés, de leur phylum ou même encore, une fois ce dernier admis, suivant le point du phylum où on les fait commencer.

Au milieu des nombreuses contradictions qui persistent encore sur l'origine des Vertébrés il tend cependant à se faire un accord et l'on admet généralement qu'ils font partie d'un phylum caractérisé essentiellement par la présence : 1° d'une chorde dorsale; 2° de fentes branchiales perforant le pharynx et les parois latérales du corps; 3° d'un système nerveux dorsal par rapport à la notochorde et au tube digestif et formé par l'invagination d'une gouttière ectodermique. Ce phylum est celui des Chordata. Il se divise en quatre groupes :

1° Les Hemichordata (Entéropneustes ou Balanoglosses) à corps vermiciforme divisé en trois régions : la trompe, le collier et le tronc, et dont la chorde dorsale est réduite à un minime diverticule pharyngien contenu dans la trompe;

2° Les Urochordata (Tuniciers ou Ascidies) dont le corps, plus ou moins globuleux, ne renferme de chorde dorsale que dans la partie postérieure de la larve, ou queue motrice, qui disparaît chez l'adulte;

3° Les Cephalochordata (Amphioxus) à corps pisciforme, pointu à ses deux extrémités et dont la chorde dorsale s'étend dans la portion céphalique jusqu'à l'extrémité la plus reculée de celle-ci, ce qui n'arrive chez aucun autre Chordé;

Enfin 4° les Craniotes, pisciformes ou quadrupèdes, pourvus d'un crâne dont la chorde dorsale ne dépasse jamais la moitié postérieure.

Ce phylum admis, comment limiter les Vertébrés dans son intérieur? Les opinions sont assez partagées, HARMER pense que l'on pourrait donner le nom de Vertébrés à tout le phylum. Mais c'est une vue très personnelle et qui a été peu suivie. La réunion des Hémichordés et des Craniotes paraît un défi à toute classification naturelle, car s'il est encore possible que le Balanoglosse ait eu un ancêtre très éloigné commun avec celui des autres groupes du même phylum,

il n'en est pas moins vrai que les divergences survenues entre les descendants depuis ces temps reculés se sont accentuées d'une telle manière qu'il faut forcer les rapprochements au delà de toute logique pour réunir ces différents êtres.

La corde dorsale du Balanoglosse ne présente que de très lointaines analogies avec celle des Craniotes, elle n'est point un soutien du corps et n'a aucun rapport avec la musculature; tout au plus est-elle placée sous une partie du système nerveux que l'on compare avec le système nerveux central des Vertébrés. Mais ce système nerveux lui-même ne paraît avoir qu'un trait commun avec celui des Vertébrés, c'est d'être formé par une invagination de l'ectoderme en une gouttière, qui se ferme comme chez les Vertébrés, et présente un neuropore comme chez ces derniers au cours de la vie embryonnaire. En dehors de cela il est bien évident que toute la structure de ce système nerveux s'éloigne de celle du même organe chez les Vertébrés. La distribution des éléments de ce système, — groupes cellulaires et cordons — est en effet en rapport étroit avec la disposition de la musculature et des organes des sens, et la musculature des Entéropeustes pas plus que leurs organes des sens ne rappelant absolument rien de ce qui existe chez les Vertébrés, il est bien évident que leur système nerveux central doit avoir sa structure propre absolument différente de celui des Craniotes. Les poches branchiales des Entéropeustes rappellent évidemment par certains côtés celles des Lamproies, surtout si l'on tient compte de ce que chez un Entéropeuste (*Ptychodera*) l'intestin pharyngien tend à se séparer en deux chambres superposées, l'une en rapport seulement avec les poches branchiales, l'autre réservée au passage des aliments, comme cela se rencontre encore d'une manière plus complète chez la Lamproie adulte. Mais ce fait tient sans doute à une simple convergence, amenée par la nécessité de relier entre elles les poches branchiales tout en les séparant du pharynx digestif. En dehors de cette concordance physiologique, rien ne se rencontre plus de commun dans les deux organisations; la ressemblance des poches branchiales est purement extérieure, ces poches seules donnent au corps des Entéropeustes une sorte de métamérie, tandis que la métamérie branchiale des Vertébrés est postérieure à la métamérie somatique et ne coïncide pas toujours avec elle. Enfin la structure des tissus envisagée chez les Lamproies et les Entéropeustes montre des différences telles qu'il ne peut être question d'un rapprochement génétique entre les deux. Les Hemichordata ne peuvent donc à aucun titre être réunis aux Vertébrés dans une description commune.

Il en est de même des Urochordata, et il suffit à ce propos de citer l'opinion de HAECKEL, qui les en écarte absolument, parce que leur mésoderme ne présente point la segmentation typique qu'il offre chez les Vertébrés et qui est « la cause essentielle de leur développement particulier et si élevé ».

C'est justement parce que cette segmentation existe chez l'Amphioxus que HAECKEL réunit ce dernier aux Vertébrés dont il donne la définition suivante : Métazoaires à symétrie bilatérale avec métamérie interne du mésoderme (segmentation du système musculaire), avec un bâtonnet axial solide, central (chorde), sur le côté dorsal duquel est le centre nerveux (moelle), tandis que sur son côté ventral se trouve l'intestin avec la bouche et l'anus. La partie antérieure du canal intestinal (intestin céphalique ou branchial) fournit les organes de la respiration, la partie postérieure donne les organes de la digestion et le foie (intestin du tronc ou hépatique). Une périchorde squelettogène entoure la corde.

A ces caractères fondamentaux HAECKEL ajoute les traits suivants qui complètent et précisent la définition des Vertébrés : 1° Les trois axes principaux de la forme symétrique bilatérale sont déterminés ainsi : la corde est placée dans l'axe longitudinal horizontal; l'axe transverse horizontal qui réunit les deux moitiés droite et gauche passe également par la corde; l'axe vertical sagittal réunit le milieu du dos au milieu du ventre. 2° Le plan médian (sagittal) mené par l'axe longitudinal horizontal et l'axe sagittal passe par un septum médian incomplet qui divise la partie dorsale en deux moitiés symétriques. 3° Le plan horizontal ou frontal qui passe par les axes longitudinal et transversal sépare la partie dorsale renfermant le système nerveux (épisoma) de la partie ventrale, renfermant l'intestin (hyposoma). 4° Un plan vertical de ceinture qui passe par les axes sagittal et transversal sépare la tête du tronc. 5° La métamérie ne porte jamais sur la peau, elle dérive des poches coelomiques paires dont la moitié dorsale fournit les segments musculaires (myotomes), les moitiés ventrales, les segments néphridiens et germinaux (gonotomes). 6° La métamérie s'étend secondairement à la périchorde squelettogène et conduit à la formation des vertèbres. 7° Le centre nerveux dorsal (tube médullaire) se divise en cerveau et en moelle; le premier appartient à la tête et se distingue par une structure compliquée et par ses rapports intimes avec les trois organes des sens supérieurs. 8° L'intestin placé ventralement est relié par un mésentère à la gaine de la corde, l'intestin branchial s'ouvre en avant par la bouche et est percé de bonne heure de fentes branchiales, l'intestin hépatique reçoit en avant la sécrétion biliaire et s'ouvre en arrière par l'anus. 9° Le système circulatoire, fermé, possède deux vaisseaux centraux appartenant à l'hyposome : une artère principale, l'aorte, située au-dessus de l'intestin et en dessous de celui-ci une veine principale, la veine sous-intestinale. 10° La cavité ventrale du corps (métacoële) dans laquelle est contenue la plus grande partie des viscères, naît secondairement par confluence des poches coelomiques ventrales (gonocoëles).

Cette longue définition n'est pas inutile pour la discussion entreprise ici. Il faut remarquer en premier lieu que plusieurs des caractères qu'elle énumère (4, 6, 7) ne peuvent s'appliquer à l'Amphioxus, car il ne possède pas de tête, la métamérie ne s'étend pas chez lui à la couche squelettogène périchordale, et enfin on ne peut jamais distinguer dans son système nerveux central une moelle et un cerveau relié aux organes des sens supérieurs, car l'oreille et l'œil manquent absolument et l'organe olfactif est douteux. D'autre part, certains caractères très décisifs des Vertébrés, comme le crâne ou le cœur, n'y sont pas contenus. Mais il y a plus, beaucoup des traits regardés comme communs ne sont pas absolument identiques dans les deux groupes, il y a lieu d'en faire une révision et de donner quelques détails sur la structure des Céphalo-chordés.

L'Amphioxus est un petit animal long de 5 à 8 centimètres, qui a la forme d'un fuseau aplati latéralement avec deux extrémités effilées comme l'indique son nom. L'extrémité antérieure forme un rostre qui porte du côté ventral une bouche à parois immobiles, mais dont l'ouverture est garnie de cirres qui peuvent s'écarter ou au contraire se rabattre sur elle. On ne distingue point de renflement céphalique. Dorsalement, sur le rostre, à mi-distance entre son extrémité et le niveau du bord antérieur de la bouche, il existe du côté gauche une petite fossette, la *fossette olfactive*, dont l'extrémité close s'approche d'un prolongement également impair et clos du système nerveux central.

Il n'y a pas d'œil différencié mais simplement une tache pigmentaire sur le système nerveux et pas d'oreille interne.

Le corps, transparent pendant la vie, laisse voir en arrière de la bouche un vaste pharynx branchial qui s'étend sur presque la moitié de la longueur totale de l'animal et un tube digestif court muni d'un cæcum ventral à extrémité borgne dirigée cranialement et qui se place du côté droit de la branchie. Sur les côtés et en dessous de la branchie règne une cavité (*cavité péribranchiale* ou *atrium*), qui se poursuit aussi quelque peu sur la partie suivante du tube digestif et s'ouvre au dehors par un orifice ventral impair, le *pore abdominal* ou atrial. L'anus est situé un peu en arrière de cet orifice et placé asymétriquement du côté gauche. Sur la ligne médiane dorsale règne un repli cutané bas, qui se continue sur l'extrémité postérieure où il forme un élargissement en manière de nageoire caudale et se poursuit jusqu'au niveau de l'orifice atrial. Ce repli a reçu le nom de nageoire impaire. Il est immobile et sert simplement de quille de soutien; au niveau de l'extrémité caudale, il est employé à étendre la surface de celle-ci pour les mouvements de natation.

L'Amphioxus vit dans la mer, il s'enfonce d'habitude dans le sable où il se meut avec rapidité, son rostre pointu en avant. Lorsqu'il est tranquille, il sort celui-ci hors du sable dans lequel le reste de son corps est plongé obliquement. Il écarte alors ses cirres buccaux, ramenés jusque-là au-devant de la bouche pour empêcher l'entrée du sable, puis par la dilatation de sa cavité péribranchiale et par l'action des cils vibratiles de la branchie, il détermine un courant d'eau qui traverse sa branchie et sort par l'orifice atrial, en abandonnant au passage les organismes microscopiques ou les débris organiques dont se nourrit l'animal. Lorsque l'Amphioxus veut changer de place il s'élance hors du sable et nage avec une allure rapide, mais désordonnée, grâce à de vigoureuses inflexions latérales alternatives de son corps, puis il plonge à nouveau dans le sable et y disparaît tant qu'il est inquiet; s'il est fatigué, par exemple dans les aquariums, il reste étendu sur le sable couché sur un côté, mais il est probable que cette allure ne lui est point naturelle (Y. DELAGE). Examinons de plus près quelques-uns de ses appareils.

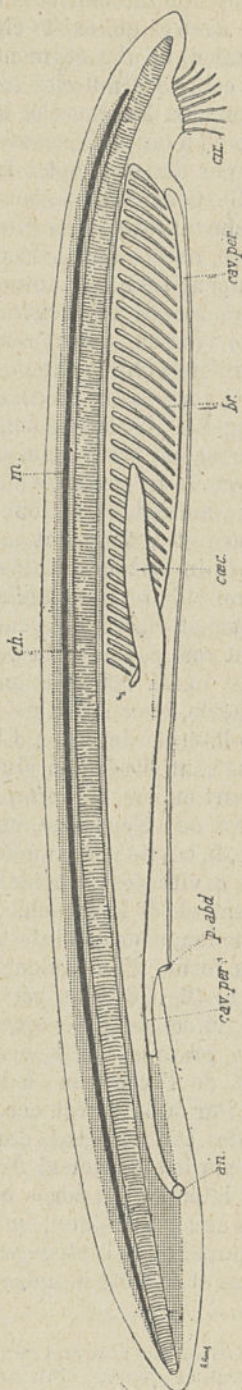


Fig. 283. — *Amphioctus* ou *par transparence*, d'après un jeune long de 12 millimètres, dessiné à la chambre claire.

an, anus; — *br*, branchies; — *cav. pér.*, cavité péribranchiale; — *cav. pér.*, son prolongement en arrière du pore abdominal; — *ch*, chorde; — *cir*, cirrhus; — *cæc*, cæcum hépatique; — *m*, moelle; — *p. abd.*, pore abdominal.

L'appareil musculaire est évidemment celui qui présente le plus de ressemblances avec ce qui existe chez les Craniotes puisqu'il est disposé comme chez ces derniers en des segments métamériques. Ces muscles forment deux systèmes, celui des muscles latéraux longitudinaux, celui des muscles ventraux transversaux. Les muscles latéraux sont disposés en myotomes métamériques pliés en V, à ouverture caudale, comme chez les Craniotes, et séparés les uns des autres par des myoseptes auxquels s'attachent les extrémités des fibres (voy. fig. 285). Ces myotomes ne se correspondent pas dans les deux moitiés droite et gauche du corps, mais alternent. Ils s'étendent sur presque toute la longueur du corps, ne laissant à découvert que les deux extrémités de la notochorde, et occupent toute la hauteur du corps en arrière de l'orifice atrial, allant de la nageoire dorsale à la ventrale. En avant de l'orifice atrial ils s'étendent moins du côté ventral et sont remplacés dans celui-ci par les muscles transversaux. Ces derniers dont la direction transversale est spéciale à l'Amphioxus, vont du bord ventral des précédents à un septum médian qui les sépare de ceux du côté opposé. Ils sont également segmentés, mais le nombre de leurs segments ne correspond pas à celui des muscles latéraux, ce qui n'a pas d'importance parce que la même chose s'observe dans les muscles ventraux des Craniotes. Le système musculaire a donc la même disposition fondamentale que celui des Craniotes et notamment la même segmentation qui, comme on l'a vu, a une si grande importance. Mais en dehors de cette segmentation les rapports du système musculaire avec l'architecture du corps sont tout à fait différents chez les Craniotes et chez les Céphalochordés. Chez les premiers, les muscles latéraux forment une partie de la paroi de l'hyposome, ils sont placés sur les côtés du coelome, immédiatement en dehors de la paroi coelomique propre ou couche péritonéale, avec l'aide de laquelle et de la peau, ils forment toute la paroi ventro-latérale du corps. Chez l'Amphioxus il n'en est plus de même, et ces muscles sont situés non plus dans la paroi du corps, mais dans des replis latéraux particuliers, les *métapleures* (1) qui enveloppent la partie latéro-ventrale du corps ou l'hyposome, en laissant entre eux et ce dernier une cavité particulière, la cavité péribranchiale ou atriale.

La cavité péribranchiale ne s'étend pas seulement sur les côtés et sur la face ventrale de la branchie, elle se poursuit encore en arrière de celle-ci sur une certaine longueur de l'intestin et se continue même en arrière de l'orifice atrial sous la forme d'un prolongement aveugle qui suit l'intestin sur une certaine longueur (fig. 283, *cap. pér¹*). Elle se comporte physiologiquement comme une cavité viscérale, parce que dans toute son étendue la cavité coelomique véritable a presque entièrement disparu, permettant l'accolement presque immédiat de l'ectoderme à l'entoderme dans chacun des organes qu'elle comporte. Par suite de cet accolement le coelome est réduit à des espaces étroits ou à des canaux situés dans l'épaisseur des septa branchiaux et à une cavité placée sur le côté dorsal de la branchie (*cæ*, fig. 284). En même temps, les parois latérales du corps qui sont formées chez tous les Craniotes, vers la tête par les arcs branchiaux, en arrière de ces derniers par la paroi externe du coelome doublée de l'ectoderme et des muscles, ne sont point constituées de cette manière et ont été remplacées par les métapleures, de sorte que des parties qui

(1) Les auteurs réservent généralement le nom de métapleures aux replis saillants sur la paroi ventrale (voy. fig. 284), mais il est bien évident que ce nom doit être étendu à toute la paroi ventro-latérale qui forme la limite correspondante de la cavité atriale.

chez les Vertébrés forment une portion de cette paroi, comme la corbeille branchiale, ont passé à l'état de viscères. On verra plus loin d'autres modifications liées à cet état de choses; pour le moment il suffit de montrer que la cavité atriale est tout à fait particulière et n'a pas d'équivalents chez les Craniotes. On a quelquefois comparé les métapleures aux replis operculaires des Poissons ou des Amphibiens et l'on a fait remarquer que ces replis, très développés

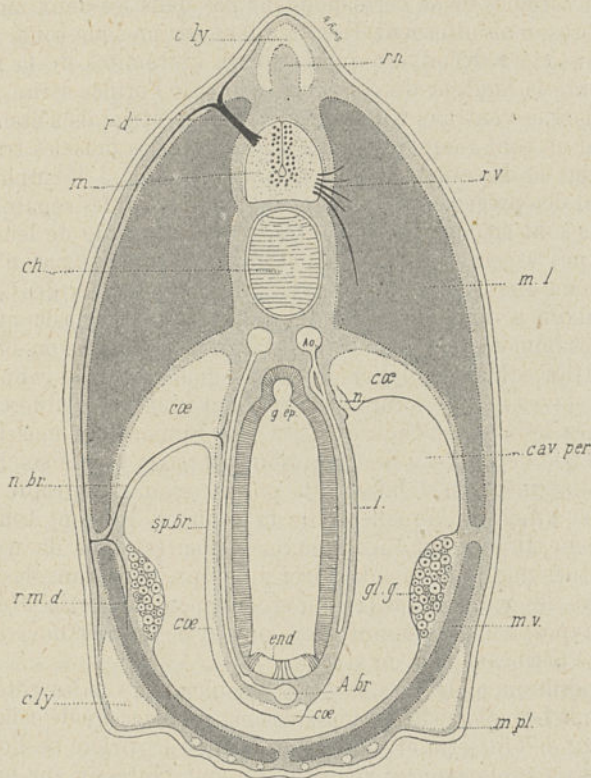


FIG. 284. — Coupe transversale schématique d'Amphioxus, réunissant sur un même plan des parties qui alternent dans des plans successifs (languettes et septa branchiaux, racines dorsale et ventrale des nerfs).

A. br., artère branchiale; — Ao., aorte; — cav. pér., cavité péribranchiale; — ch., chorde; — c. ly., cavités lymphatiques; — cœ., coelome; — end., endostyle; — g. ép., gouttière épipharyngienne; — gl. g., glande génitale; — l., languette branchiale; — m., moelle; — m. l., muscles latéraux; — m. pl., métapleure; — m. v., muscles ventraux; — n., néphridie; — n. br., nerf branchial; — r. d., racine dorsale; — r. v., racine ventrale; — sp. br., septum branchial.

chez certains tétards d'Anoures, produisent chez ces derniers une cavité péribranchiale se prolongeant fort loin sous la paroi ventrale et s'ouvrant par un orifice unique, le spiracle, que l'on comparait au pore abdominal. Mais les métapleures n'ont rien de commun avec un opercule, elles ne naissent point comme ce dernier sur l'arc hyoïdien et de plus, chose capitale, elles renferment les muscles des myotomes, ce qui n'arrive jamais pour l'opercule. On a aussi

comparé les métapleures aux plis latéraux que l'on imagine avoir donné naissance aux nageoires paires des Vertébrés. Dans ce cas, la présence de muscles à leur intérieur serait toute naturelle, puisque les myotomes envoient des bourgeons dans ces replis. Mais cette hypothèse est insoutenable, d'abord parce que l'existence d'un pli continu latéral n'est pas prouvée (voy. p. 251), ensuite parce qu'il faudrait ou bien étendre ce pli jusque sur la région branchiale, ce qui ne s'observe pas d'habitude, ou bien combiner avec lui un repli operculaire, ce qui ramène aux difficultés indiquées plus haut. Enfin le remplacement des muscles du corps par ceux des métapleures, nécessaire dans cette hypothèse, se comprend très difficilement, et l'on ne voit pas ce qui aurait pu amener l'atrophie des muscles ordinaires de l'hyposome précédant ce remplacement. D'ailleurs les changements corrélatifs à la disposition observée chez l'Amphioxus sont si nombreux et portent sur tant d'organes, que la simple soudure en dessous des replis latéraux ne suffit aucunement à les expliquer. En réalité les métapleures représentent fonctionnellement les parois latérales du corps, et si on les en distingue, à juste titre d'ailleurs, c'est parce que la cavité qu'elles circonscrivent est une cavité ectodermique et non coelomique, mais il n'en est pas moins vrai que cette cavité s'est substituée en quelque sorte à la cavité coelomique dont elle a pris en partie les fonctions, par exemple pour l'isolement du tube digestif et pour la conduction des éléments sexuels qui se déversent dans son intérieur. Il y a donc entre l'hyposome des Craniotes et celui de l'Amphioxus une opposition complète, et l'un ne peut aucunement dériver de l'autre.

Cette différence se retrouve d'ailleurs dans la plupart des autres appareils. Voyons d'abord le pharynx branchial. Il se distingue de celui des Craniotes par sa grande étendue qui répond à peu près à la moitié de la longueur totale du corps. Il communique avec la bouche par une ouverture circulaire munie d'un *voile* disposé en un diaphragme membraneux dont le bord libre, portant des languettes, est dirigé en dedans. Le pharynx a la forme d'un long cylindre comprimé latéralement dont les parois latérales sont percées de fentes parallèles entre elles, dirigées obliquement du dos au ventre et d'avant en arrière, et il présente sur son bord dorsal une *gouttière épipharyngienne*, sur son bord ventral une autre gouttière plus développée, l'*endostyle*. L'endostyle et la gouttière épipharyngienne sont réunis par un arc cilié placé en arrière du voile. Les fentes branchiales sont d'abord au nombre de quatre-vingt-dix environ (fentes primaires), elles sont séparées par des baguettes minces, les *septa*. Plus tard chaque fente est subdivisée en deux par une nouvelle baguette semblable aux septa, la *languette*, qui naît de la partie dorsale de la fente et se dirige du côté ventral qu'elle atteint. Le nombre de fentes est alors porté au double de ce qu'il était primitivement. Enfin des barres transversales ou *synapticules*, s'étendant entre les septa, passent sur le côté interne des languettes et s'y soudent. Les synapticules de deux fentes primaires voisines ne sont pas situées à la même hauteur. Le pharynx branchial est ainsi transformé en un vaste tamis qui commence en arrière de la bouche pour se continuer dans l'intestin, en avant du cæcum hépatique. Cet appareil ressemble étroitement à la branchie des Tuniciers. Il s'éloigne beaucoup du système branchial des Craniotes. Sans parler de son évolution très particulière qui ne rappelle aucune des phases de la formation des arcs branchiaux, il faut remarquer que les septa, qui peuvent seuls être comparés à ces derniers, s'en éloignent en réalité beaucoup. Ce sont de minces baguettes immobiles, dont la constitution diffère profondément de celle des

arcs. En effet, leur épithélium entodermique est formé de cellules très étroites et très hautes, munies de cils vibratiles, et qui constituent un revêtement beaucoup plus épais que celui des branchies des Craniotes, peu favorable par conséquent à l'hématose. L'axe mésodermique des arcs, si épais chez les Craniotes où il comprend des formations squelettiques et musculaires puissantes, est dans les septa réduit à un mince squelette qui ne ressemble histologiquement en rien aux cartilages branchiaux. Les vaisseaux si nombreux dans l'arc branchial des Craniotes sont ici réduits à trois branches parallèles qui parcourent l'axe du septum sans former d'anses ni de réseaux comme cela s'observe avec tant de richesse chez les Craniotes, de sorte que le rôle respiratoire de la branchie est

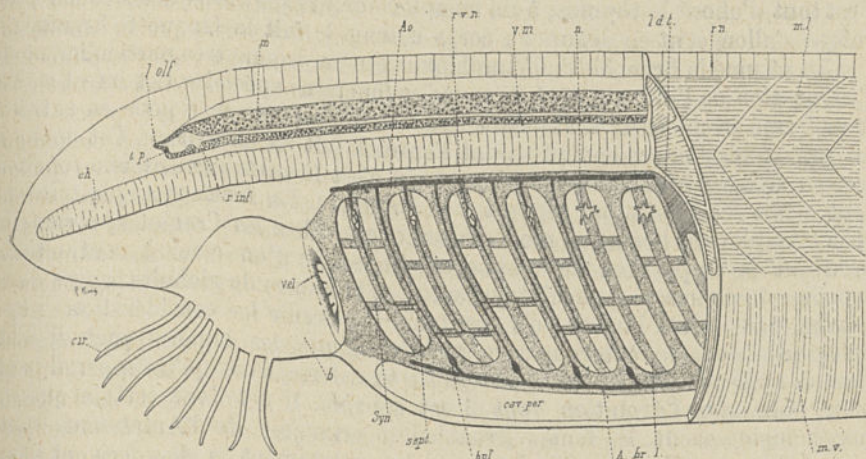


FIG. 285. — Schéma de l'extrémité céphalique d'un *Amphioxus*. Les muscles sont supposés enlevés sur la plus grande partie de la longueur.

A. br., artère branchiale; — Ao., aorte; — b., bouche; — bul., bulbilles contractiles sur le trajet des artères branchiales; — cav. pér., cavité péribranchiale; — ch., corde; — cir., cirrhes; — l., languette branchiale; — l. dt., ligament dentelé rattachant les septa branchiaux aux parois latérales du corps; — l. olf., lobe olfactif; — m., moelle; — m. l., muscles latéraux; — m. v., muscles ventraux; — n., néphridie; — r. inf., récessus infundibulaire; — r. n., rayon de la nageoire dorsale; — r. v. n., réseau vasculaire d'une néphridie; — sept., septum branchial; — syn., synaptique; — t. p., tache pigmentaire (œil); — vel., voile buccale; — y. m., yeux médullaires.

certainement peu important, car le nombre des septa, bien que beaucoup plus grand que celui des arcs chez les Craniotes, est loin de permettre un déploiement vasculaire comparable même de loin à celui qu'on observe chez ces derniers. D'autre part les languettes branchiales possèdent bien des vaisseaux, mais ceux-ci ne naissent pas directement de l'artère branchiale, ils dérivent de ceux des septa par l'intermédiaire des vaisseaux des synaptiques; ils ne sont donc point placés directement sur le cours du sang et constituent des réseaux de dérivation assez mal distribués au point de vue circulatoire et placés dans une position peu favorable.

Il existe dans les septa un canal coelomique que l'on est porté naturellement à comparer aux cavités céphaliques des arcs. Cette homologie est encore fort douteuse. Si le mésoderme branchial se développe comme le dit FRONIER

(voy. p. 39), il est clair que les cavités céphaliques des arcs ne sont point du tout des portions de la cavité coelomique. Il y a donc des différences considérables entre les septa de la branchie de l'Amphioxus et les arcs des Craniotes. Les languettes branchiales n'ont pas d'équivalents chez les Craniotes, ce ne sont point des arcs, car elles se forment d'une manière tout à fait différente de ces derniers et n'apparaissent jamais comme des bandes de la paroi pharyngo-somatique, ménagées entre des perforations faites dans cette paroi, mais comme des bourgeons de l'extrémité dorsale des fentes branchiales. A ce titre on les a homologuées au thymus qui, chez les Craniotes, naît dans la même situation, mais c'est tout ce qu'il a de commun avec elles, car on ne peut comparer un simple bourgeon entodermique proliférant dans l'épaisseur du corps comme l'est tout d'abord le thymus, à un complexe organique ento-, ecto- et mésodermique s'allongeant en dehors du corps comme le fait la languette branchiale.

En résumé la branchie de l'Amphioxus est un organe très particulier, né de l'adaptation de l'intestin céphalique à des fonctions spéciales. Cet intestin s'est transformé en un vaste tamis destiné à filtrer l'eau de mer pour en extraire les organismes microscopiques dont l'animal fait sa nourriture. Cet appareil sert en même temps à la respiration, mais c'est là certainement une fonction tout à fait secondaire par rapport à la première. La fonction respiratoire est chez l'Amphioxus beaucoup moins intense que chez les Craniotes, comme le prouvent la disposition des vaisseaux, l'absence d'un cœur à contractions capables de donner une circulation rapide, et l'absence de globules rouges dans le sang. Sans doute l'on ne doit pas faire intervenir les considérations physiologiques dans la détermination morphologique des organes, mais il faut bien en tenir compte pour comprendre les transformations qu'un appareil peut subir, pour saisir l'évolution dont il est capable. Il est donc certain que si, morphologiquement, les fentes branchiales primaires de l'Amphioxus sont comparables à celles des Craniotes ou, plus exactement, si elles dérivent d'un même organe fondamental, elles ont subi chez cet animal des différenciations particulières et une adaptation à une fonction tout à fait spéciale, qui les empêchent de pouvoir être mises en série continue avec ces dernières, absolument comme elles interdisent à l'animal très spécialisé qui possède ce singulier appareil respiratoire toute évolution en dehors de cette spécialisation étroite.

A côté de la branchie se placent les organes excréteurs et reproducteurs qui contractent avec elle des rapports singuliers. Les premiers consistent en petits tubes courts, coudés à angle droit, qui sont placés sur l'extrémité supérieure des languettes branchiales et s'ouvrent dans la cavité péribranchiale par plusieurs orifices, tandis qu'ils plongent d'autre part dans le coelome qui entoure l'extrémité dorsale de l'appareil branchial. D'après GOODRICH ces tubes ne s'ouvrent point dans le coelome et présentent simplement une série de petits renflements pris par BOVERI pour des pavillons ouverts dans la cavité coelomique, mais qui en réalité sont clos et munis de grandes cellules arrondies faisant librement saillie dans le coelome et rattachées à la paroi du tube par un long col effilé, creux, dans lequel bat un long flagellum dont l'extrémité se meut dans la cavité du tube lui-même (*solénocytes*). Ces tubes sont aussi nombreux que les languettes, soit quatre-vingt-dix environ. Ces appareils ont été comparés par BOVERI, qui les a observés pour la première fois en même temps que WEISS, à des tubes néphridiens segmentairement disposés et dépourvus d'un canal collecteur commun, à moins que l'on ne regarde la cavité péribranchiale comme représentant ce dernier. L'absence de pavillons ouverts dans le coelome constatée

par GOODRICH s'oppose déjà à cette homologie, mais il faut remarquer en outre que, chez les Craniotes, les néphridies ne se rencontrent jamais dans la région branchiale, ce qui diminue encore les rapprochements établis. En effet il ne faut pas oublier que la division typique du métamère en trois parties superposées, épimère, mésomère ou néphrotome et hypomère, ne s'observe que dans le tronc, elle n'existe pas à la queue et pas davantage dans la région branchiale où l'on a vu quels remaniements subit le mésoderme primitif.

Les gonades se placent sur le côté externe de la cavité péribranchiale dans laquelle elles déversent leurs produits lors de la reproduction (*gl. g.*, fig. 284). Cette situation inattendue, tout à fait en dehors de la cavité coelomique et loin de la racine du mésentère dorsal qui est leur siège primitif chez les Craniotes, est certainement en corrélation avec le grand développement de la cavité péribranchiale et sa substitution à la cavité coelomique. Elle contribue avec celle des néphridies et celle des muscles transverses des métapleures à fixer la physiologie très particulière de l'organisation des Céphalochordés et à montrer la direction tout à fait spéciale qu'a prise l'évolution dans ce groupe.

Les autres appareils conduisent aux mêmes conclusions. Le système nerveux lui-même, bien que présentant avec celui des Craniotes des ressemblances extérieures plus grandes que chez n'importe quel autre groupe, montre cependant à un examen approfondi des marques évidentes d'une spécialisation très particulière, et par conséquent, une divergence indéniable. Le système nerveux central consiste en un cordon cylindrique épais, creusé d'un canal central et reposant sur le côté dorsal de la corde dans un canal rachidien enclos par les lames connectives qui constituent le seul squelette axial. A son extrémité antérieure ou céphalique ce cordon nerveux ne présente point de renflement cérébral, mais ses parois deviennent beaucoup plus minces, et par suite le canal central qu'elles circonscrivent se dilate en une large cavité répondant aux ventricules cérébraux des Craniotes. Ce ventricule est limité en avant par une paroi verticale qui présente du côté dorsal un petit diverticule en cul-de-sac dont le fond se met en rapport avec celui de la fossette olfactive gauche, et du côté ventral une tache pigmentaire formant un œil impair, ou plus exactement un organe perceur de la lumière car il n'existe point là d'appareil capable de former une image. Il n'y a point d'oreille interne et rien dans l'ontogénie ne permet de supposer qu'elle ait existé à un moment donné, pas plus qu'un œil véritable. La portion cylindrique du système nerveux central, regardée comme une moelle, ressemble évidemment beaucoup à un tel organe, mais en diffère par un point essentiel : elle renferme des taches pigmentaires oculiformes disséminées en groupes métamériques sur toute sa longueur, mais plus nombreuses et plus serrées dans sa moitié antérieure. Ces taches font de la moelle de l'Amphioxus un organe très particulier renfermant dans son épaisseur des appareils directement excitable par les agents ordinaires (la lumière) sans l'intermédiaire de nerfs et qui transmettent leur excitation aux cellules qui les environnent. Or la moelle des Craniotes ne renferme rien de pareil et tous ses éléments ne sont excitable que par des nerfs périphériques qui y aboutissent.

Le système nerveux périphérique mérite aussi l'attention ; il y a seulement deux paires de nerfs craniens très simples, purement sensitifs, qui donnent la sensibilité au rostre. Les autres nerfs sont disposés métamériquement comme les muscles et présentent de chaque côté deux racines, l'une dorsale, l'autre ventrale, qui ne s'unissent jamais en un nerf mixte et qui ne sont pas contenues dans un même plan transversal. La racine ventrale, située vis-à-vis du milieu

du myotome, se jette immédiatement dans ce dernier et l'innervé dans toute son étendue. La racine dorsale est située dans le myosepte suivant, par conséquent un peu en arrière de la ventrale, elle ne porte point de ganglions comme chez les Craniotes, elle est à la fois sensible et motrice, et se divise bientôt en une branche dorsale et une branche ventrale. La première innervé seulement la peau du dos, la seconde celle des flancs et du ventre, mais elle fournit en outre, dans l'étendue de la branchie, une branche interne qui se distribue en partie à cette dernière, en partie aux muscles transverses ventraux auxquels elle donne leur motricité (fig. 284).

Tel qu'il est, ce système se montre évidemment très fortement influencé par la métamérie musculaire, et fournit un exemple frappant de la justesse des vues de HAECKEL sur le rôle de cette métamérie dans la constitution définitive des Vertébrés. Les principales différences avec celui des Craniotes consistent dans l'absence d'organes des sens supérieurs et de cerveau, dans la présence de taches pigmentaires dans la moelle, dans l'absence de nerfs craniens proprement dits et surtout de nerfs sensibles collecteurs, s'étendant sur de nombreux métamères comme le pneumogastrique et le nerf latéral, enfin dans l'absence de ganglions sur les racines dorsales. Le fait que les deux racines d'un même métamère ne se réunissent point s'observe chez certains Craniotes inférieurs (Myxines, Lamproies) et la présence de nerfs moteurs dans la racine dorsale a aussi son équivalent chez les Craniotes (nerfs branchiaux et sympathiques).

La chorde elle-même si souvent donnée comme terme de comparaison entre les Craniotes et l'Amphioxus offre chez ce dernier des caractères très particuliers, mais ce sont des détails histologiques et nous les étudierons avec le reste de l'histologie qui fournit aussi matière à une opposition beaucoup plus décisive qu'on ne le dit d'habitude entre ces deux branches du phylum des Chordés.

La plupart des tissus de l'Amphioxus offrent en effet des caractères si différents des mêmes tissus chez les Vertébrés, qu'il est impossible même à un débutant de les méconnaître. En général les éléments histologiques de l'Amphioxus sont très petits, beaucoup plus petits que les éléments correspondants des Vertébrés, et demandent pour être observés convenablement un objectif à immersion. Les tissus se colorent mal et des teintures qui réussissent à merveille chez les Vertébrés sont insuffisantes pour eux, enfin on constate encore les différences suivantes :

1^o L'épiderme est formé d'une seule couche de cellules cylindriques, contrairement à celui de tous les Vertébrés qui comprend toujours plusieurs couches.

2^o Le tissu conjonctif est formé de lames continues d'une substance fondamentale gélatineuse, traversée par des fibres conjonctives diversement arrangées, par les nerfs et par les vaisseaux, mais ne contenant point de cellules qui sont toutes rejetées d'un seul côté de la lame (HATSHECK) où elles tendent à former un endothélium. Cette disposition est très différente de celle du tissu muqueux gélatineux des embryons de Vertébrés qui contient les cellules dans son épaisseur; elle s'éloigne aussi beaucoup de celle du tissu conjonctif lâche des mêmes animaux, et si l'on songe au rôle de ce dernier dans la nutrition comme vecteur du plasma, on voit combien grande est l'opposition entre les deux groupes. Cette opposition paraît affirmée encore par ce fait que le tissu conjonctif de l'Amphioxus ne renferme jamais de vésicules adipeuses qui ne

manquent chez aucun Vertébré, et qui elles aussi témoignent de la différence dans les processus nutritifs.

3° Le tissu de la chorde est aussi particulier. La chorde n'est point une tige de cellules gonflées, remplies de liquide et qui par leur contenu clair et leurs parois épaisses, rappellent un parenchyme végétal comme les cellules chordales des Craniotes, c'est une série de lames épaisses empilées comme des pièces de monnaie suivant la longueur de la chorde et dont les noyaux sont réfugiés aux deux extrémités du diamètre dorso-ventral de la chorde dans deux espaces semi-cylindriques ou lacunes lymphatiques des auteurs, qui n'existent jamais chez les Vertébrés.

4° Il n'y a point de véritable tissu cartilagineux; ce que l'on a appelé de ce nom dans les cirres buccaux et dans les septa branchiaux est tout autre chose. Ce sont des baguettes très semblables au tissu de la chorde dorsale, comme l'a montré ANTON SCHNEIDER pour les cirres, et formées comme elle d'une gaine anhiste et d'un contenu fibrillaire avec noyaux, disposé en disques empilés.

5° Les épithéliums entodermiques de la branchie et de l'intestin s'éloignent beaucoup des tissus correspondants chez les Vertébrés. Ils sont formés de cellules cylindriques très étroites et très hautes, aussi leurs noyaux se disposent-ils sur plusieurs rangs contrairement à ce que l'on observe dans le tractus digestif des Craniotes.

6° Les muscles du tronc ne forment point de fibres distinctes revêtues d'un sarcolemme. Sur les individus fixés ils se clivent en lames quadrangulaires que l'on a comparées aux muscles des Lamproies, mais en réalité il est bien probable qu'à l'état vivant ils constituent un syncytium analogue à celui décrit dans l'évolution des muscles (voy. p. 260), et que leur disposition en lames montre simplement une sorte de clivage mécanique, origine première des dispositions présentées par la Lamproie, mais celles-ci sont bien plus compliquées et morphologiquement fixées, ce qui ne se rencontre pas chez l'Amphioxus.

Enfin 7° ce que l'on a appelé les rayons de nageoire n'a absolument rien à faire avec les mêmes organes chez les Craniotes. Ce sont des prolongements du squelette axial conjonctif, logés dans de petites cases remplies de liquide et appelées espaces lymphatiques. Ces cases sont en nombre bien supérieur à celui des métamères; avec d'autres espaces dits lymphatiques très répandus chez l'Amphioxus, elles paraissent jouer un rôle assez important; peut-être leur formation est-elle en rapport avec la constitution massive du tissu conjonctif qui ne se laisse point parcourir comme chez les Vertébrés par les fluides épanchés et nécessite leur collection dans des espaces particuliers. Mais ces espaces n'ont absolument rien à faire avec un système lymphatique véritable.

Il faut reconnaître toutefois que l'on a récemment cherché à rapprocher plus étroitement qu'on ne l'avait fait jusqu'alors certains traits de l'organisation de l'Amphioxus de ce qui s'observe chez les Craniotes, et l'on peut citer entre autres exemples de cette tendance le travail dans lequel BORIS ZARNIK décrit à l'Amphioxus deux canaux de Cuvier avec deux veines cardinales.

Mais ceci ne peut prévaloir contre les faits rapportés plus haut et qui montrent bien que l'Amphioxus ne peut être dans la ligne généalogique des Vertébrés, comme le reconnaît HAECKEL lui-même. Il est beaucoup trop spécialisé pour cela, beaucoup trop étroitement adapté à un genre de vie qui lui interdit toute évolution dans un autre sens, en le rivant à une existence obs-

cure pour laquelle des organes sensoriels supérieurs ne sont point nécessaires, mais qui ne peut naturellement aboutir à aucun progrès. C'est ce que montre d'ailleurs à l'évidence le petit nombre d'espèces comprises dans le groupe des Cephalochordata et leur monotonie de forme et de structure.

On distingue en effet seulement deux genres parmi les Céphalochordés, le genre *Branchiostoma* avec des gonades bisériées et des métapleures symétriques, et le genre *Asymmetron* avec un seul rang de gonades (à droite) et des métapleures asymétriques.

Chacun de ces genres contient un petit nombre d'espèces basées sur la différence de nombre des myotomes ou sur d'autres caractères peu importants.

L'*Amphioxus* classique appartient au premier genre, c'est le *Branchiostoma lanceolatum* ou Lancelet (PALLAS). Une forme douteuse (*Amphioxides*) se distinguerait par l'absence de cirres, ce qui lui vaudrait pour DELAGE au moins la valeur d'un ordre.

On est donc en définitive pleinement autorisé à séparer l'*Amphioxus* des Vertébrés; c'est un rameau latéral sorti peut-être d'une souche commune, mais profondément et depuis longtemps spécialisé et dont les relations avec les Vertébrés sont plus apparentes que réelles. Il est même probable que les rapprochements cherchés reposent tous sur une convergence résultant de la présence d'un système musculaire disposé comme celui des Vertébrés en segments métamériques agissant sur une corde élastique et produisant une progression comparable à celle des Poissons, mais bien moins parfaite et moins assurée, parce qu'elle n'est pas dirigée par des organes sensoriels et nerveux comparables aux leurs.

On peut donc adopter l'opinion d'Y. DELAGE qui fait des Hémichordés, des Urochordés et des Céphalochordés un groupe distinct sous le nom de Prochordés, réservant le nom de Vertébrés aux seuls Craniotes.

Une solution très voisine de celle-ci s'impose à HAECKEL lui-même, qui, dans son tableau de la phylogénie des Craniotes, est obligé de rejeter l'*Amphioxus* en dehors de la lignée directe de ces êtres et le remplace dans la chaîne ancestrale par un être hypothétique, *Prospondylus* ou Provertébré, qui se distingue de l'*Amphioxus* par un cœur à une seule chambre, des yeux pairs, des vésicules auditives, une gouttière latérale de l'ectoderme recevant les néphridies de chaque côté, un renflement antérieur du tube médullaire rudiment du futur cerveau, etc. Mais *Prospondylus* est formé, comme le reconnaît son créateur, en prenant pour modèle un Craniote, l'*Ammocète*, qui « a conservé bien mieux que l'*Amphioxus* les caractères du groupe », de sorte qu'en définitive ce sont les Provertébrés qui permettent de comprendre l'*Amphioxus*, et celui-ci n'est plus l'anneau nécessaire reliant les Vertébrés aux Chordés inférieurs, comme on l'admet trop souvent.

BIBLIOGRAPHIE

Pour la limitation du phylum des Vertébrés, voyez la bibliographie indiquée p. 578.

Pour l'*Amphioxus*, voyez la bibliographie donnée par Delage et Hérouard dans le vol. VIII de leur *Traité de Zoologie concrète*, et en outre : J. W. VAN WIJHE. *Beitr. z. Anatomie d. Kopfregion des Amphioxus lanceolatus*. Petrus Camper, 1901. — B. HATSHECK. *Die Metamerie d. Amphioxus und d. Ammocetes*. Verhand. anatom. Gesellschaft, 1902. — J. BOEKE. *Ueber*

das Homologon d. Infundibularorganen bei Amphioxus. Anat. Anzeig., Bd XXI, 1902. — R. LEGROS. Contrib. à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amph. Mitt. aus d. zool. Station zu Neapel, Bd XV, 1902. — ZARNIK, BORIS. Ueber die Geschlechtsorg. von Amph. Zoolog. Jahrbuch. Anat. Abteil., Bd XXI, 1904. — TH. BOVERI. Ueber die phylog. Bedeutung der Sehorgane d. Amph. Zoolog. Jahrb., Supplem. VII. Festschrift f. Weissmann, 1904. — ZARNIK, BORIS. Ueber segmentale Venen bei Amph., etc. Anat. Anzeig., Bd XXIV, 1904. — W. A. HERDMAN. Ascidians and Amphioxus. The Cambridge natural History, Vol. VII, 1904. — B. HATSHECK. Studien zur Segmenttheorie, etc. Das Acromerit d. Amphioxus. Morpholog. Jahrb., Bd XXXV, 1906. — ANONYME. Sur le développement des fentes branchiales..., chez l'Amphioxus. Anatom. Anzeig., Bd XXIV, 1909. — GOODRICH, S. EDWIN. On the structure of the excretory Organs of Amph., Part. 2-4. Quarterl. Journ. of Microsc. Science, Vol. LIV, 1909. — R. LEGROS. Sur quelques points de l'anatomie et du dévelop. de l'Amphioxus. Anat. Anzeig., Bd XXV, 1910.

CHAPITRE II

CLASSE I. — CYCLOSTOMATA OU AGNATHA (1)

Animaux pisciformes dépourvus de mâchoires et de membres pairs, avec orifice nasal externe impair et médian (monorhinie). HAECKEL dit qu'il y a plus de différence entre ces animaux et les Poissons, qu'entre les Poissons et l'Homme. Ceci est peut-être exagéré, en tout cas les Cyclostomes se distinguent des Poissons par les traits suivants : 1° monorhinie; 2° absence de membres pairs; 3° absence de mâchoires (bouche pourvue d'un appareil suceur); 4° les muscles latéraux du corps ne sont point divisés en latéro-ventraux et latéro-dorsaux comme chez les Poissons, mais chaque myomère est continu du dos au ventre; 5° le squelette interne, ne présentant de cartilage que dans la capsule crânienne et dans les arcs neuraux eux-mêmes incomplets, n'offre jamais de calcification ni d'ossification; 6° il n'y a pas de squelette dermique osseux et les dents sont cornées; 7° l'oreille interne est très simple et ne présente jamais plus de deux canaux semi-circulaires; 8° enfin l'appareil branchial au lieu de former une certaine étendue de la paroi du corps, est enfoncé dans l'épaisseur de ce dernier et recouvert par les muscles des myotomes, le pharynx est un cylindre étroit au lieu d'être large comme chez les Poissons.

La plupart de ces caractères sont primitifs et placent les Cyclostomes très près de la souche des Craniotes. HAECKEL pense même que la larve des Lampiroies (Ammocète) a conservé plus fidèlement que l'Amphioxus les traits principaux des Prospondyliens qu'il regarde comme la souche des Vertébrés. De fait cette larve a une bouche plus simple que les Cyclostomes actuels (dépourvue d'appareil suceur), des arcs branchiaux moins transformés ne présentant pas encore de poches libres dans des plèvres et un cerveau plus simple. Mais tous les Cyclostomes actuels sont semi-parasites et ont subi de ce fait des régressions plus ou moins importantes, de sorte qu'il est difficile de les regarder encore comme un groupe primitif. Ils se divisent en deux ordres : 1° Myxinoïdes ou Myxinoïdea; 2° Petromyzontes.

(1) La classification suivie dans la III^e partie de ce livre est celle de l'Histoire naturelle de Cambridge (voyez Bibl.), ouvrage le plus récent portant sur l'ensemble des Vertébrés. Les noms latins employés dans cette collection ont été conservés à cause de leur valeur internationale.

ORDRE I. — **Myxinoïdes.**

Ces animaux ont un corps anguilliforme muni d'une nageoire impaire continue, une bouche presque terminale s'ouvrant directement au dehors sans l'intermédiaire d'un entonnoir buccal. Langue pourvue de dents cornées. Sac olfactif impair, perforant le palais et conduisant directement dans la bouche l'eau inspirée par l'orifice olfactif. Pas d'hémisphères cérébraux, pas de cervelet, un seul canal semi-circulaire. Yeux dégénérés. Pronéphros persistant. Cavité péricardique communiquant avec la cavité péritonéale. Développement par des œufs méroblastiques et ne passant point par une phase larvaire. Se divisent en deux familles, les *Bdellostomatidæ* et les *Myxinidæ*.

Les *Bdellostomes*, *Bdellostoma* ou *Homea*, sont les plus primitifs, leurs sacs branchiaux, au nombre de six à quatorze paires, s'ouvrent chacun à l'extérieur par un orifice externe placé sur le côté, et dans le pharynx par un orifice interne.

Chez les *Myxines* (*Myxine*) tous les orifices branchiaux externes du même côté se réunissent en un seul, placé à l'extrémité postérieure de la région branchiale. Le genre *Paramyxine* (DEAN) forme la transition entre les deux.

Les *Myxinoïdes* s'attaquent aux Poissons dont ils dévorent la chair en la réduisant en une pulpe fine. Lorsque des Poissons sont immobilisés dans les nasses ou dans les filets des pêcheurs, ils les attaquent, pénétrant d'habitude par leurs fentes operculaires ou par le cloaque et en peu de temps les dévorent entièrement, ne laissant d'intacts que le squelette et la peau.

ORDRE II. — **Petromyzontes.**

Bouche s'ouvrant dans un entonnoir buccal garni de dents cornées, langue râpeuse, sac olfactif ne perforant pas le palais. Yeux bien développés. Hémisphères cérébraux et cervelet, deux canaux semi-circulaires. Pronéphros atrophié chez l'adulte. Cavité péricardique séparée de la cavité péritonéale par un péricarde cartilagineux chez l'adulte. Œufs holoblastiques, stade larvaire (*Ammocète*), métamorphose. Les *Ammocètes* ou larves de *Lamproies* ont une bouche sans dents cornées, pas de langue, des yeux petits sous-cutanés, des poches branchiales sans plèvres, ouvertes directement dans le pharynx, une cavité péricardique communiquant avec la péritonéale. Elles s'enfoncent dans la vase qu'elles ingèrent pour se nourrir des détritus organiques qui s'y trouvent. Cet état larvaire dure trois ou quatre ans, puis intervient une métamorphose profonde qui donne la *Lamproie*. Chez celle-ci les poches branchiales, entourées chacune d'une plèvre, débouchent dans un canal médian (bronche) ouvert dans la bouche et clos en arrière, qui résulte de la transformation du pharynx primitif; il y a un œsophage néoformé, dorsal par rapport à la bronche. Les *Lamproies* adultes s'attaquent comme les *Myxines* aux Poissons et vivent comme les premiers en semi-parasites, ce qui a entraîné la disposition spéciale du pharynx et de l'appareil branchial. Une seule famille, celle des *Petromyzontidæ*.

Cette famille comprend divers genres : *Petromyzon* (*Lamproie*) — *P. marinus*, un mètre de long, remonte les fleuves, *P. fluviatilis*, *P. Planeri*, plus petites, fluviatiles — *Ichthyomyzon*, *Lampetra*, etc., tous ces genres appartiennent à l'hémisphère nord; *Mordacia*, *Geotria* sont de l'hémisphère sud.

On ne connaît pas de Cyclostomes fossiles. De petites dents non osseuses du Silurien supérieur et du Dévonien que l'on avait autrefois attribuées à des animaux de ce groupe ont été reconnues comme appartenant à des Annélides.

Certains auteurs ont rapproché des Cyclostomes et mis dans la classe des Agnatha certains fossiles très énigmatiques encore du Silurien supérieur et du Dévonien, les Palæospondyli, les Ostracodermi et les Antiarchi, mais ce rapprochement n'est pas admis par tous les zoologistes et nous renvoyons l'étude de ces groupes après celle des Poissons.

CLASSE II. — PISCES

Animaux pisciformes, pourvus de membres pairs et de mâchoires, orifices nasaux externes pairs (amphirhinie). La classe des Poissons se distingue de celle des Agnatha par les caractères suivants : 1° amphirhinie; 2° présence de membres pairs (au moins originellement); 3° présence de mâchoires; 4° des muscles latéro-dorsaux et latéro-ventraux; 5° un squelette interne toujours pourvu de pièces cartilagineuses souvent calcifiées ou ossifiées; 6° un squelette dermique formé de denticules ou de lamelles osseuses, et donnant des dents revêtues d'émail; 7° il y a trois canaux semi-circulaires; 8° l'appareil branchial formé d'arcs mobiles les uns sur les autres constitue une partie importante de la paroi latérale du corps, non recouverte par les myomères.

La classe des Poissons se subdivise en trois sous-classes : 1° Elasmobranchii, 2° Teleostomi, 3° Dipnoi, qui, très nettement séparées l'une de l'autre à l'heure actuelle, étaient au contraire reliées à l'époque de leur apparition d'une manière si intime que certains de leurs membres ont été placés dans l'une ou dans l'autre par les différents auteurs.

SOUS-CLASSE I. — ELASMOBRANCHII

Peau munie de denticules osseux plus ou moins développés. Squelette interne cartilagineux ou partiellement calcifié mais jamais osseux ni recouvert d'os de membrane. Fentes branchiales peu nombreuses (cinq à sept), nageoires paires et impaires soutenues par des pièces cartilagineuses et par des filaments cornés dermiques (ceratotrichia) leur faisant suite. Cône artériel à plusieurs rangées de valvules. Pas de vessie natatoire, intestin muni d'une valvule spirale. Gonoductes dérivés des canaux de Wolff.

Les Elasmobranches, toujours carnivores, se nourrissent d'autres Poissons, de Crustacés, de Mollusques ou même des petits animaux qui accompagnent le plankton (*Selachus maximus*). Certains d'entre eux peuvent atteindre une taille considérable (*Carcharodon*). Ils se divisent en cinq ordres : Pleuropterygii, Ichthyotomi, Acanthodei, Plagiostomi, Holocephali. Les trois premiers sont exclusivement paléozoïques, les deux derniers s'étendent du Dévonien jusqu'à nos jours.

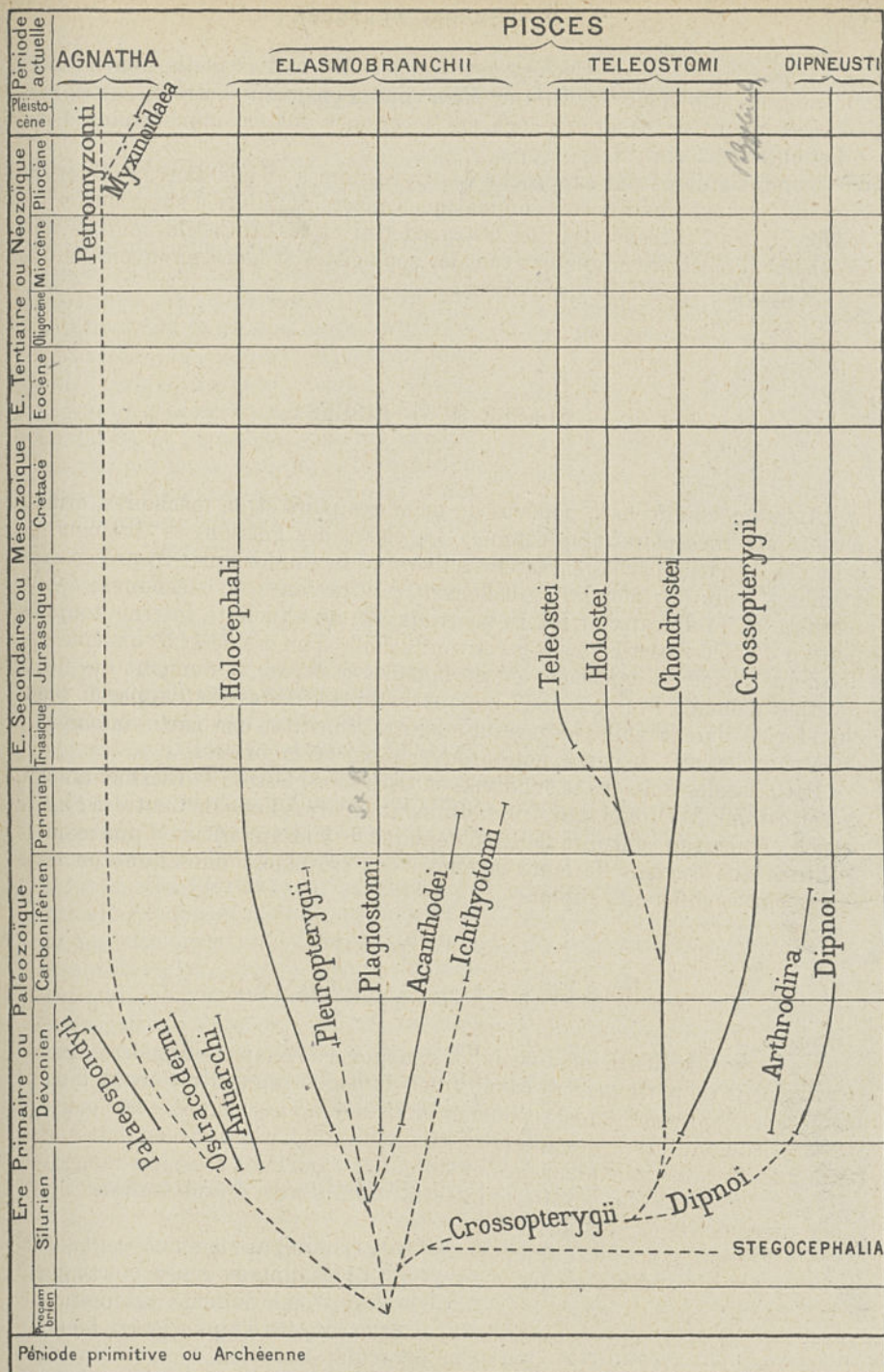


TABLEAU I. — Classes des Cyclostomes et des Poissons, avec leurs principales subdivisions.

ORDRE I. — **Pleuropterygii.**

Cet ordre renferme un seul genre, *Cladoselache* (*Cladoselachus*), du Dévonien supérieur et du Carbonifère inférieur, caractérisé par une bouche terminale, un

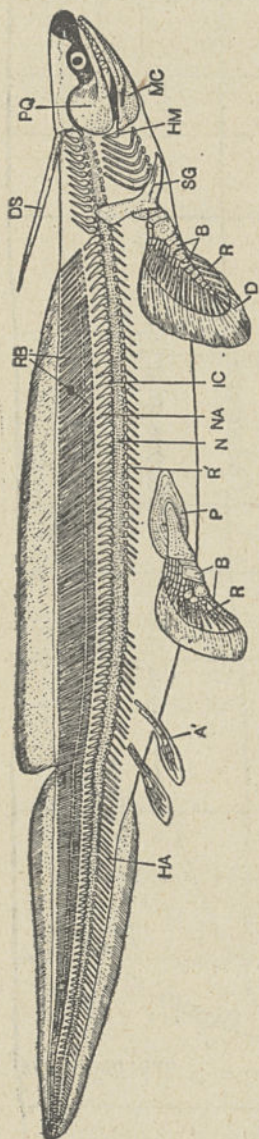


FIG. 286. — *Pleuracanthus Decheni*, emprunté à B. DEAN.

A', nageoire anale; — B, cartilages basaux de la nageoire; — D, bord cutané de la nageoire; — DS, épine osseuse dermique céphalique; — HA, arcs hémaux; — HM, hyomandibulaire; — IC, plaques intercalaires; — MC, mandibule; — N, notochorde; — NA, arcs neuraux; — P, cartilage pelvien de la ceinture; — PQ, palato-carre; — R, cartilages radiaux de la nageoire; — R', côtes; — SG, ceinture pectorale.

crâne hyostylique, des nageoires paires triangulaires à base large, formées de rayons cartilagineux parallèles entre eux, une queue hétérocerque, des denticules dermiques dans la peau et une dentition bien développée, cinq à sept fentes branchiales. Ce genre dont les nageoires paires ont été considérées comme les plus primitives connues, rappelant le pli latéral initial que l'on suppose avoir donné naissance aux nageoires, renferme plusieurs espèces de taille variable, mesurant de 0 m. 60 à 2 mètres de longueur.

ORDRE II. — **Ichthyotomi.**

Nageoires paires plus spécialisées que dans l'ordre précédent, les pectorales bisériées (archipterygium), les pelviennes unisériées. Le genre typique, *Pleuracanthus*, du Carbonifère inférieur au Permien, est une forme très généralisée d'où peuvent aisément sortir les Plagiostomes, les Crossoptérygiens et même les Dipneustes. Il possède une bouche terminale, des arcs branchiaux peut-être recouverts par un opercule, une colonne vertébrale acentrique avec des basidorsaux, des interdorsaux et des basiventrals cartilagineux, une nageoire impaire continue, une queue diphyccerque, des appendices copulateurs chez le mâle.

ORDRE III. — **Acanthodei.**

Plus spécialisés que les précédents, se rapprochent davantage des Plagiostomes par leur peau munie de denticules osseux, leur queue hétérocerque, leurs fentes branchiales non recouvertes par un opercule; bord antérieur des nageoires muni d'une forte épine osseuse. Cet ordre comprend des petits Poissons répandus du Silurien supérieur au Permien inclusivement. Deux familles :

Diplacanthidæ, deux nageoires dorsales, *Diplacanthus*, *Climatius*, Silurien et Dévonien. Acanthodidæ, une seule nageoire dorsale, *Acanthodes* du Dévonien au Permien.

ORDRE IV. — Plagiostomi.

Peau munie de denticules osseux. Tête prolongée en un rostre, bouche ventrale, crâne hyostylique ou amphistylique, nageoires paires unisériales, colonne chordacentrique avec basi- et interarcualia, queue hétérocerque. Poches branchiales secondaires s'ouvrant au dehors par des fentes non recouvertes d'un opercule.

Se divisent en deux sous-ordres reliés entre eux à leur origine et dont les formes actuelles seules sont très nettement séparées, les Selachii, les Batoïdes. Les Plagiostomes sont représentés dès le Dévonien par la famille des Tamiobatidæ intermédiaire aux Raies et aux Squales et par des épines de nageoires rappelant celles des Cestracions.

1. **Selachii.** — Les Selachii ou Plagiostomes pleurotrèmes se distinguent par leurs fentes branchiales latérales, leur corps fusiforme, à tête toujours bien distincte, et par leur tronc se continuant graduellement dans leur queue puissante, hétérocerque.

Ce groupe, très ancien, était déjà représenté à l'époque paléozoïque (Carbonifère) par certaines familles qui n'ont point dépassé cette période géologique, les Cochliodontidæ (*Cochliodus*), les Psammodontidæ (*Psammodus*, *Archæobatis*), les Petalodontidæ (*Petalodus*, *Janessa*).

La famille des Heterodontidæ (Cestracions), encore représentée actuellement par quatre espèces du genre *Heterodontus* ou *Cestracion*, existait aussi sans doute dès le Carbonifère avec les genres *Orodus*, *Sphenacanthus*, etc., mais le premier squelette indiscutable d'un membre de cette famille appartient au genre *Hybodus* du Trias et du Lias inférieur. À partir de ce moment les Heterodontidæ se multiplient dans la période mésozoïque où ils tiennent une grande place (*Palæospinax*, *Acroodus*, etc.), et le genre *Heterodontus* lui-même est représenté dès le Jurassique supérieur.

Remonte également au Jurassique inférieur la famille des Notidanidæ représentée aujourd'hui par les deux espèces *Notidanus cinereus* ou *Hexanchus cinereus* avec six fentes branchiales et *Notidanus griseus* ou *Heptanchus griseus* avec sept fentes branchiales. Les familles des Scyllidæ comprenant les genres actuels *Scyllium* (*Sc. canicula*, *Sc. catulus*), *Pristiurus*, *Chiloscyllium*, etc., des Rhinidæ, dont le genre *Rhina* actuel est connu par un squelette dès le Jurassique supérieur suivent la précédente de très près.

D'autres familles remontent au moins au Crétacé supérieur, ce sont les Lamnidæ, avec les genres actuels *Lamna*, *Carcharodon* (*C. Rondeleti*, très grand Squalé pouvant atteindre douze mètres de longueur, se rencontre parfois dans la Méditerranée), *Alopias*, etc., *Scapanorhynchus* du Crétacé supérieur; les Pristiophoridæ, dont le genre actuel *Pristiophorus*, avec un rostre prolongé en lame munie de dents latérales comme une scie, existait déjà dans le Crétacé supérieur.

Comme familles plus modernes se trouvent les Carchariidæ qui datent de l'Éocène et comprennent dans le monde actuel une soixantaine d'espèces avec

les genres *Carcharias*, *Galeus*, *Mustelus*, etc.; les Spinacidae encore plus récents et que l'on ne connaît pas avec certitude avant le Pliocène, *Acanthias*, *Centrina*, *Spinax*, *Scymnus*, *Læmargus*, etc.

Enfin, il faut encore signaler certains genres très particuliers, types d'autant de familles : *Chlamydoselachus* (*Ch. anguineus* pélagique, type très archaïque avec six fentes branchiales, la bouche terminale, queue presque diphycerque, représenté dès le Pliocène); les Squales Marteaux (*Zygæna* ou *Sphyrna*, grands animaux avec orbites projetés latéralement donnant à la tête l'aspect d'un marteau), *Zygæna* a été rencontré jusque dans le Miocène; *Cetorhinus* ou *Selachus*, *S. maximus*, grand Squal (dix mètres de longueur) à fentes branchiales très largement ouvertes, garnies à leur orifice interne de filaments fonctionnant comme les fanons des Baleines et qui retiennent le plankton dont se nourrit l'animal (petits Poissons, Invertébrés pélagiques), se rencontre parfois dans la Méditerranée. Un autre genre voisin, *Rhinodon*, est le plus grand Squal connu et atteint jusqu'à dix-sept mètres.

2. **Batoidei.** — Les Batoïdes ou Plagiostomes hypotrèmes se distinguent des pleurotrèmes par leurs fentes branchiales ouvertes sur la face ventrale, leur corps aplati, leurs nageoires pectorales grandes et fortes qui se prolongent en avant jusque sur le rostre et se soudent à la tête, sauf chez *Pristis*, par leur queue grêle ne continuant point graduellement le corps mais commençant brusquement.

Ce sous-ordre se sépare mal du précédent auquel il est relié par des formes de passage. Ainsi les *Pristidae* et les *Rhinobatidae* ont un corps sélachioïde passant peu à peu dans une queue puissante comme les *Selachii*, mais des fentes branchiales ventrales comme les Raies. Chez *Pristis* les nageoires pectorales ne sont pas soudées à la tête. La famille des *Tamobatidae* du Dévonien est aussi intermédiaire entre les Raies et les Squales.

Si nous laissons de côté cette famille, peu connue, on peut dire que les Batoïdes font leur apparition dès le Jurassique supérieur avec la famille des *Rhinobatidae*. Le genre *Rhinobatus* va du Calcaire lithographique à nos jours, et la famille comprend encore une vingtaine d'espèces. Les *Pristidae*, Poissons-sciés (3 à 6 mètres), existent dès le Crétacé supérieur (*Sclerorhynchus*) et sont représentés actuellement par le genre *Pristis*.

Les *Rajidae* qui se distinguent des précédents par leur queue grêle, bien séparée du tronc, datent également du Crétacé supérieur (*Cyclobatis*) et le genre actuel *Raja* remonte à l'Éocène. Les *Trygonidae*, avec queue pourvue généralement d'une forte épine allongée, remontent à l'Éocène; ils sont actuellement représentés par divers genres : *Trygon*, *Pteroplatea*, etc. Les trois familles des *Rhinobatidae*, des *Rajidae* et des *Trygonidae* étaient beaucoup moins distinctes les unes des autres lors de leur apparition dans le Crétacé et dans l'Éocène qu'elles ne le sont actuellement. La famille des *Torpedinidae*, caractérisés par leur organe électrique, date de l'Éocène supérieur; elle est représentée actuellement par 9 genres et environ 15 espèces; celle des *Myliobatidae*, à pectorales très étendues transversalement, apparaît aussi dans l'Éocène supérieur et compte actuellement les genres *Myliobatis*, *Aetobatis*, *Rhinoptera*, *Dicerobatis*, *Ceratoptera*, dont l'envergure peut atteindre plus de 6 mètres chez *C. vampyrus*.

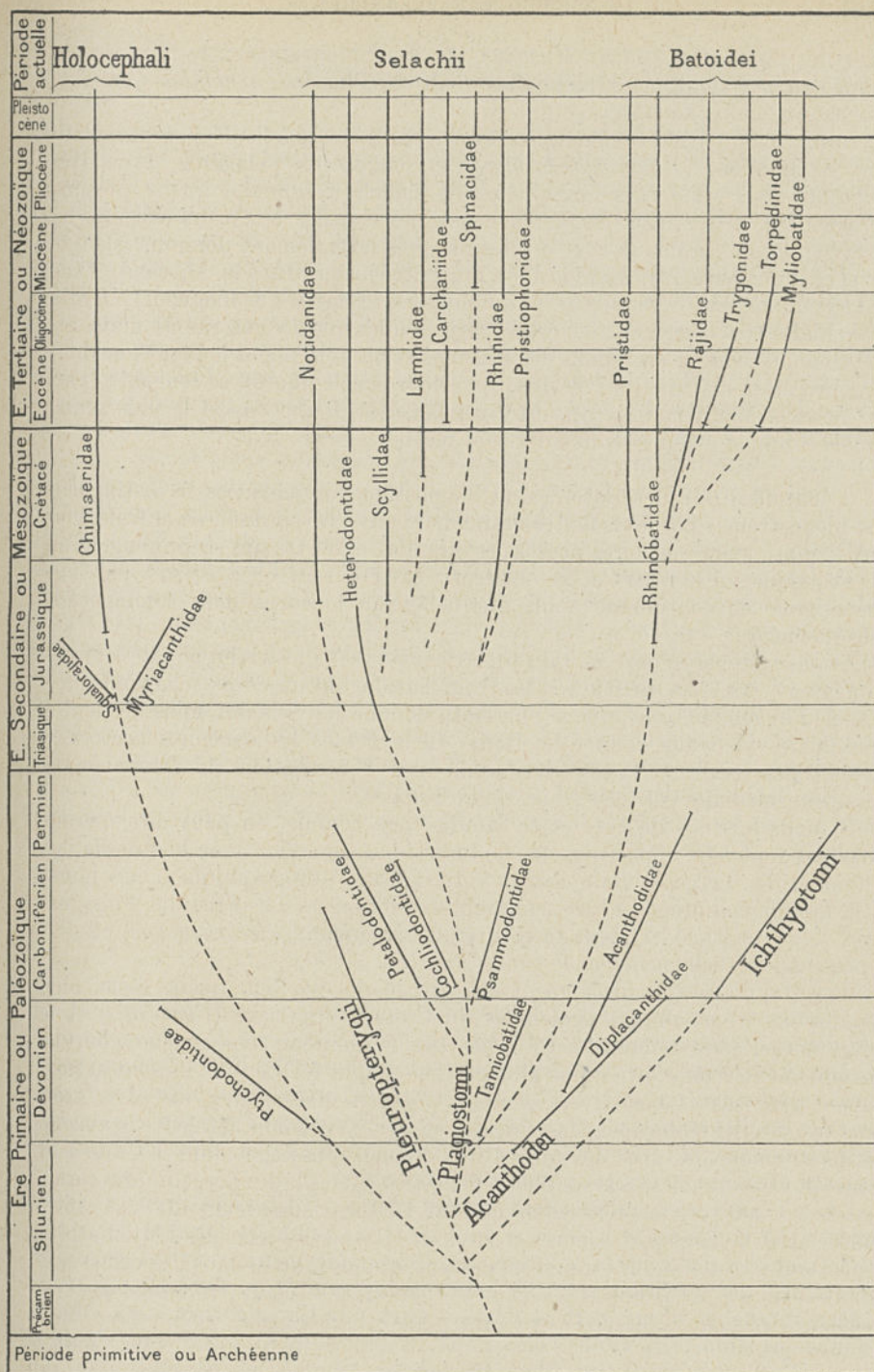


TABLEAU II. — Sous-classe des Elasmobranches.

ORDRE V. — **Holocephali.**

Cet ordre est une branche divergente du tronc des Elasmobranches, parfois élevée au rang de sous-classe à cause de son crâne autostylique. Cette dernière disposition n'a pas cependant une telle importance, c'est une adaptation au régime triturateur ayant pour but de consolider l'appareil de la mastication. En dehors de ce trait, les Holocephales tiennent des Elasmobranches leur squelette cartilagineux sans os vrais ni os de membrane, leurs arcualia dorsaux et interdorsaux, leurs membres et leurs ceintures, leurs denticules dermiques, leur appareil reproducteur, leur intestin muni d'une valvule spirale, leur cône artériel multivalvulé, leur manque de vessie natatoire. Ils se rapprochent d'autre part des Téléostomes par la concentration de leurs branchies sous le crâne, la réduction des septa branchiaux entraînant la disparition des poches branchiales secondaires, la présence d'un opercule, l'absence d'évent et de cloaque. Dents fusionnées en larges plaques puissantes compliquées.

C'est un groupe très ancien. Si l'on en juge par des plaques dentaires et par des épines de nageoires (ichthyodorulites) semblables à celles des Chimères actuelles, il était déjà représenté dans le Dévonien (*Ptychodus*). En dehors de cette famille paléozoïque (Ptychodontidae), on en connaît trois autres, dont deux éteintes : celle des Squalorajidae, représentée dès le Lias par des squelettes complets du genre *Squaloraja*, celle des Myriacanthidae également du Lias (*Myriacanthus*, *Chimæropsis*). La famille des Chimæridae composée actuellement des genres *Chimæra*, *Callorhynchus*, *Harriota*, est représentée dès l'Oolithe inférieure par le genre *Ischodus*. *Callorhynchus* est connu dès le Crétacé supérieur par des dents. Les genres actuels comprennent un petit nombre d'espèces, cinq ? qui vivent dans les eaux profondes, sauf *Chimæra Collei* de la surface.

Les Holocephales fossiles n'apprennent rien sur l'origine de l'ordre, ils offrent tous les caractères des modernes et ne constituent point des formes de transition (ZITTEL).

SOUS-CLASSE II. — TELEOSTOMI

Cartilages palato-carrés et de Meckel recouverts d'os de membrane porteurs de dents, chondrocrâne plus ou moins ossifié et recouvert d'os de membrane. Crâne hyostylique. Un opercule recouvrant des branchies libres. Colonne vertébrale acentrique ou archocentrique. Rayons dermiques des nageoires formés par des écailles transformées (lepidotrichia). Généralement une vessie natatoire, pas de cloaque, le rectum s'ouvrant indépendamment par l'anus en avant des orifices urinaires et génitaux réunis ou séparés.

Les Téléostomes comprennent quatre ordres : 1° Crossopterygii; 2° Chondrostei; 3° Holostei; 4° Teleostei, dont les trois premiers forment le groupe des Ganoïdes des anciens auteurs. Les Crossoptérygiens occupent parmi les Vertébrés une position centrale très remarquable (voy. Tabl. I); reliés aux Elasmobranches d'une part et d'autre part aux Chondrostéens qui sont la source des Holostéens et des Téléostéens, ils représentent aussi sans doute le tronc d'où sont sortis les Dipneustes et les Amphibiens Stégocéphales qui sont eux-mêmes la source des Vertébrés terrestres.

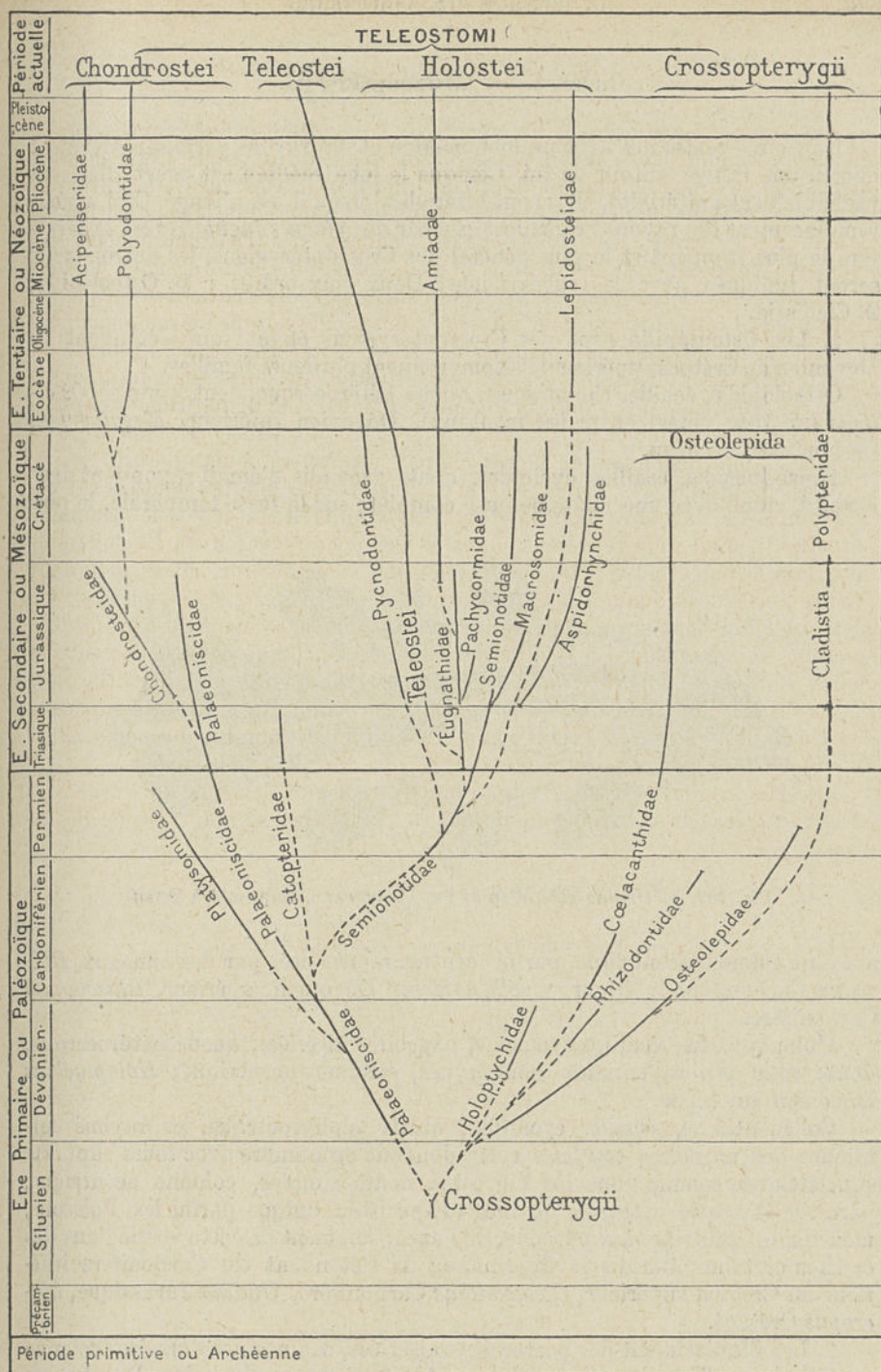


TABLEAU III. — Sous-classe des Téléostomes.

ORDRE I. — **Crossopterygii.**

Nageoires pectorales avec un lobe médian et des rayons dermiques formant encore une frange autour de lui. Lorsque le lobe médian est court elles sont probablement unisériales, elles sont bisériales lorsqu'il est allongé. Ceci avec le remplacement des rayons branchiostèges par des *plaques jugulaires* est le caractère le plus frappant et le plus général des Crossoptérygiens, les autres traits seront indiqués avec les subdivisions. Deux sous-ordres : 1^o Osteolepida; 2^o Cladistia.

1. Les **Osteolepida** sont des Crossoptérygiens éteints qui s'étendent du Dévonien au Crétacé supérieur; ils comprennent plusieurs familles.

Osteolepida, écailles rhombiques, queue hétérocerque, dents simples, *Osteolepis* (un trou pinéal entre les frontaux), Dévonien inférieur. *Megalichthys*, Carbonifère, Permien.

Rhizodontidæ, écailles cycloïdes, dents avec plis d'émail rayonnant dans l'ivoire, crâne avec une voûte osseuse complète sur la fosse temporale, le plus

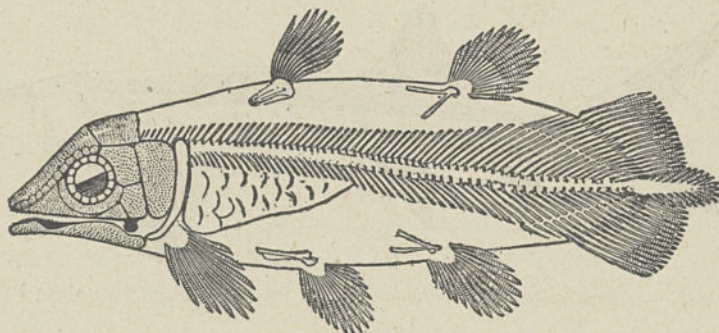


FIG. 287. — *Undina gulo*, d'après SM. WOODWARD, emprunté à DEAN.

souvent colonne acentrique, parfois centres représentés par des anneaux. *Rhizodus* Carbonifère inférieur, *Eusthenopteron* Dévonien supérieur, *Rhizodopsis* Carbonifère.

Holoptychidæ, écailles cycloïdes, nageoires bisériées, queue hétérocerque, dents avec plis rayonnants compliqués, colonne acentrique; *Holoptychius* Dévonien supérieur.

Coelacanthidæ, écailles cycloïdes, queue géphyrocerque, les rayons dermiques des nageoires caudales correspondent en nombre avec leurs supports squelettiques comme dans les Teleostei, dents simples, colonne acentrique, paroi de la vessie natatoire ossifiée (disposition unique parmi les Poissons, mais qui est peut-être à rapprocher de l'encapsulation de cette vessie dans des os chez certains Siluridæ et Cyprinidæ). Ils s'étendent du Carbonifère inférieur au Crétacé supérieur, *Coelacanthus* Carbonifère, *Undina* Jurassique, *Macropodus* Crétacé.

2. Les **Cladistia** ont des pectorales unisériées, des narines dorsales; colonne vertébrale ossifiée; plaques jugulaires réduites à une seule paire. De plus ces animaux gardent certains caractères primitifs, évents, intestin à valvule

spirale, cône artériel multivalvulé; enfin comme caractère les reliant aux Dipneustes, il faut signaler leur vessie natatoire double, s'attachant à la face ventrale de l'intestin et irriguée par des artères pulmonaires.

Une seule famille, celle des Polypteridæ avec les genres actuels *Polypterus* et *Calamoichthys*. Cette famille se rattache sans doute à l'ancienne famille des Osteolepidæ (écailles rhombiques, etc.). On a trouvé des restes de Polyptères fossiles dans les couches triasiques de l'Afrique, voisines des grands lacs ou des cours d'eau que ces animaux habitent aujourd'hui.

ORDRE II. — Chondrostei.

Colonne acentrique, chondrocrâne recouvert d'os de membrane. Les rayons dermiques des nageoires impaires plus nombreux que leurs supports squelettiques, écailles rhombiques et ganoïdes. Comprennent plusieurs familles.

La plus ancienne et la plus généralisée est celle des Palæoniscidæ qui s'étend du Dévonien inférieur au Jurassique supérieur. Poissons fusiformes entièrement couverts d'écailles, nombreux rayons branchiostèges, une petite plaque jugu-

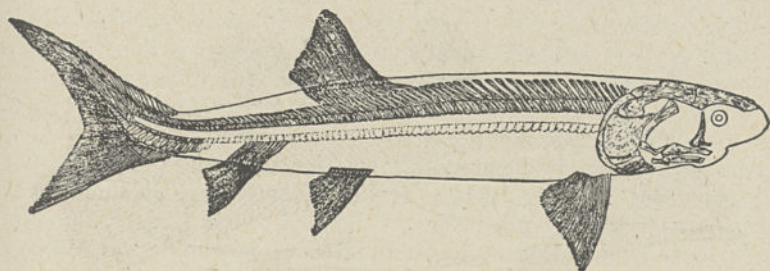


FIG. 288. — *Chondrosteus acipenseroides*, d'après SM. WOODWARD, emprunté à DEAN.

laire médiane. *Cheirolepis* Dévonien, *Phanerosteon* Houiller, *Palæoniscus* Permien, *Urolepis* Trias, *Centrolepis* Lias.

La famille des Platysomidæ est représentée par des Poissons aplatis à écailles rhombiques, du Carbonifère et du Permien, qui sont un rameau spécialisé de la famille précédente (*Platysomus*, *Eurynotus*).

Les Catopteridæ du Trias dérivent sans doute aussi des Palæoniscidæ, ils se rapprochent des Téléostéens par leur queue semi-hétérocerque et par le nombre des rayons dermiques de leurs nageoires impaires égalant presque celui de leurs supports, *Catopterus*.

Les Chondrosteidæ forment le lien entre les Palæoniscidæ et les Chondrostéens actuels. Ils apparaissent dans le Jurassique au moment où les Palæoniscidæ vont s'éteindre. Ils ont des précédents les os dermiques de leur crâne et leurs nombreux rayons branchiostèges, des actuels, leur rostre, leur bouche ventrale, la forme générale de leur corps dépourvu d'écailles, sauf sur la queue, *Chondrosteus*.

Les deux dernières familles de l'ordre, celles des Polyodontidæ et Acipenseridæ sont de l'époque actuelle. Elles présentent des caractères anciens d'Elasmobranches, tels que : réunion des palato-carrés sur la ligne médiane, présence d'évents, d'une héli-branchie hyoïdienne fonctionnelle (*Acipenser*), cône arté-

riel multivalvulé. D'autre part la perte des rayons branchiostèges et de la squamation sont sans doute des caractères de dégénérescence.

Polyodontidæ, plus généralisés et plus sélachoïdes que les Acipenseridæ (BRIDGE). Pas d'écailles, sauf sur le lobe dorsal de la queue, rostre spatulé très long, bouche large. Deux genres, deux espèces. *Polyodon*, deux mètres de long, *Psephurus*, cinq ou six mètres, vit dans le Yang-tsé-Kiang. *Polyodon* a été rencontré dans l'Éocène.

Acipenseridæ; bouche petite, écailles réduites à la queue, mais cinq rangées d'os dermiques. *Acipenser*, une vingtaine d'espèces, *Scaphyrhynchus*. *Acipenser* est connu dès l'Éocène.

ORDRE III. — Holostei.

Colonne acentrique chez les plus primitifs, arcocentrique chez les autres avec toutes les transitions entre des pleuro- et hypocentres distincts et des vertèbres parfaites. Généralement des écailles rhombiques. Palato-carrés non réunis entre eux mais avec l'ethmoïde. Les rayons dermiques des nageoires en même nombre que leurs supports.

Du Permien à nos jours avec prédominance à l'époque mésozoïque. Les Holostéens passent insensiblement aux Malacoptérygiens qui font partie de l'ordre des Teleostei. Ils ont été subdivisés par SM. WOODWARD en deux groupes : 1^o les Protospondyli à colonne acentrique ou à vertèbres segmentées; 2^o les Aetheospondyli à vertèbres entières.

Parmi les premiers, les Semionotidæ sont les formes les plus anciennes et les plus généralisées : bouche petite, écailles rhombiques, colonne acentrique. *Acentrophorus* (Permien), *Semionotus* (Trias), *Dapedius* (Lias), *Ætheolepis* (Jurassique). Les Semionotidæ auxquels se rattache la famille des Macrosemidæ forment comme le tronc de l'ordre sur lequel s'implante, comme rameau principal, celui des Eugnathidæ. Ces derniers à bouche grande, écailles rhombiques, colonne avec pleuro- et hypocentres distincts, sont représentés du Trias au Jurassique supérieur; *Caturus* Trias, Jurassique supérieur, *Eugnathus* Jurassique. Ils donnent naissance à la famille des Amiadæ (colonne avec vertèbres encore segmentées dans la queue, pleines au tronc, pas de fulcres, écailles cycloïdes, vessie natatoire respiratoire). Représentée dès le Jurassique supérieur par *Megalurus*, cette famille se continue dans le Crétacé par *Amiopsis*, et jusqu'à nos jours par le genre *Amia* qui date de l'Éocène. Les Téléostéens se sont vraisemblablement détachés au Trias du rameau des Eugnathidæ qui a fourni aussi une petite famille, celle des Pachycormidæ, *Pachycormus* (Lias), *Hypsocormus* (Jurassique supérieur), *Protosphyraena* (Crétacé). La famille des Pycnodontidæ, colonne acentrique à écailles rhombiques, corps aplati latéralement, forme un petit groupe aberrant qui va du Lias inférieur à l'Éocène inf. inclusivement : *Mesodon* Jurassique, *Pycnodus* Éocène.

Les Aetheospondyli caractérisés par leurs vertèbres pleines dérivent sans doute d'anciens Protospondyli, mais leurs origines sont peu claires (BRIDGE). Deux familles : *Aspidorhynchidæ*, tête pourvue d'un rostre, écailles rhombiques, fulcres, *Aspidorhynchus* (Jurassique), *Belonostomus* (Crétacé); *Lepidosteidæ*, écailles rhombiques, queue semi-hétérocerque; le genre *Lepidosteus* actuel était déjà représenté dès l'Éocène.

ORDRE IV. — Teleostei.

Les Téléostéens sont caractérisés par leur colonne vertébrale toujours osseuse, leurs écailles cycloïdes et leur queue homocerque; ils continuent très graduellement les Holostéens avec lesquels leurs groupes inférieurs présentent de grandes ressemblances. Certains caractères des Téléostomes inférieurs, tels que : écailles ganoïdes, fuleres, rudiment de splénial à la mâchoire inférieure, valvule spirale dans l'intestin, cône artériel multivalvulé, peuvent se rencontrer

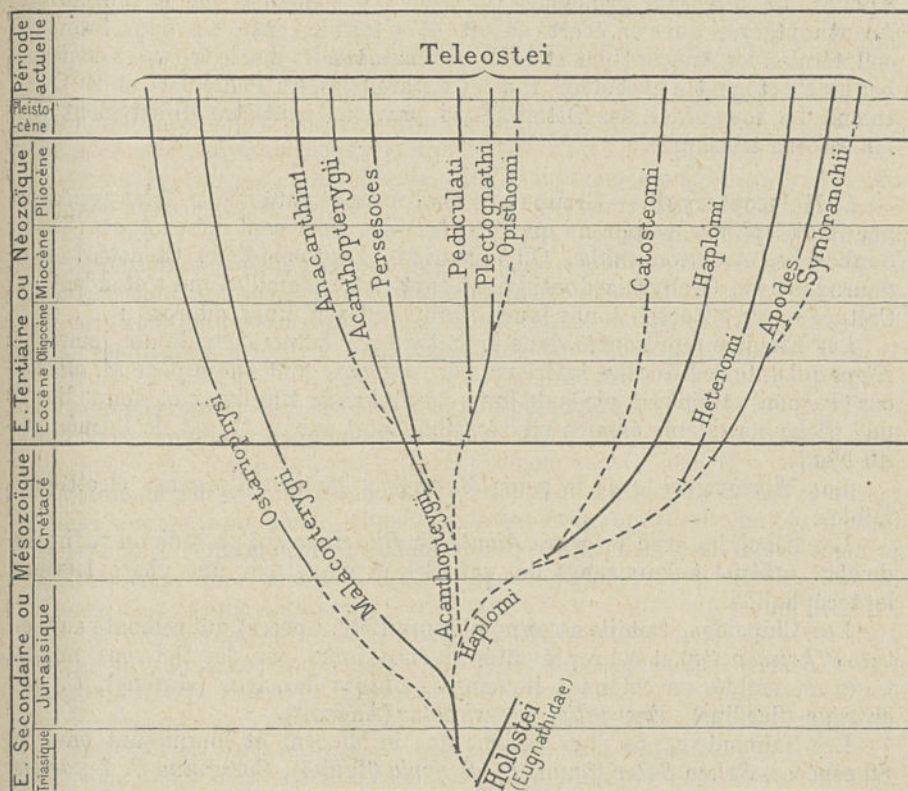


TABLEAU IV. — Ordre des Téléostéens.

isolément chez certains d'entre eux mais ne sont jamais réunis comme dans les ordres précédents.

Les Téléostéens apparaissent dans le Trias supérieur et ne prennent qu'à la fin du Crétacé le pas sur les autres Téléostomes. Dès l'Éocène supérieur, ils atteignent une grande richesse et une grande variété de types. Actuellement, ils forment de beaucoup le groupe prédominant des Poissons, dont ils représentent environ 95 pour 100 des espèces. En effet, sur les 12.000 espèces de Poissons actuellement vivantes, 11.500 appartiennent à l'ordre des Téléostéens. BOULENGER les divise en treize sous-ordres. Dans l'impossibilité de donner leurs

caractéristiques principales et la liste des familles de chacun d'eux, nous nous contenterons de les représenter dans le tableau IV, qui donne à la fois la date de leur apparition et leurs relations généalogiques schématisées d'après les données de BOULENGER, en ajoutant quelques mots sur les types les plus importants.

Le tronc originel des Téléostéens est représenté par le sous-ordre des Malacopterygii, issu des Holostéens dès le Trias. Ce tronc donne d'abord une branche importante, celle des Haplomi qui le continue en quelque sorte, puis se dirige latéralement pour engendrer des rameaux parallèles à elle, ceux des Catosteomi et des Heteromi, le dernier portant ceux des Symbranchii et des Apodes. La direction principale du tronc est continuée par le rameau des Acanthopterygii qui s'en écarte ensuite et se termine entre ses deux branches collatérales, les Anacanthini et les Persesoces, tandis que le tronc est continué par les Plectognathi avec deux rameaux parallèles, les Pediculati et les Opisthomi. Le sous-ordre des Ostariophysi provient peut-être directement des Holostéens triasiques.

1. Malacopterygii. — Groupe très ancien représenté dès le Trias supérieur par *Pholidophorus*, comprend quelques familles purement mésozoïques (*Pholidophoridae*, *Archæomænidae*, *Oligopleuridae*, *Leptolepididae*, *Ctenothrissidae*, *Saurodontidae*, *Pachyrhizodontidae*, et sept autres familles qui s'étendent du Crétacé ou de l'Éocène à nos jours. Parmi celles-ci, nous citerons :

Les Elopidae représentés dans le Crétacé par *Osmeroides*, de nos jours par *Elops* qui date de l'Éocène inférieur, par *Megalops* dont une espèce *M. atlanticus* (Tarpon) atteint six pieds de long, pèse plus de 100 livres et donne lieu à une pêche considérée comme un véritable sport sur la côte est de l'Amérique du Nord.

Les Mormyridae avec le genre *Mormyrus* pourvu d'organes électriques faibles.

Les Albulidae avec le genre *Albula* ou *Butirinus* qui possède un rudiment de cône artériel à deux rangs de valvules et passe par une phase larvaire leptocéphalide.

Les Clupeidae, famille assez nombreuse (200 espèces) qui remonte au Crétacé (*Thrissopater*) et est représentée de nos jours par des Poissons migrants rassemblés en colonnes immenses, *Clupea harengus* (Hareng), *C. pilchardus* (Sardine), *Engraulis encrasicolus* (Anchois).

Les Salmonidae, pas plus anciens que le Miocène et fournissant environ 80 espèces, *Salmo Salar* (Saumon), *S. fario* (Truite), *Coregonus C. Lavaretus* (Lavaret), *Osmerus eperlanus* (Éperlan).

2. Ostariophysi. — Voisins des Malacopterygii dont ils diffèrent par la présence d'osselets étendus entre la vessie natatoire et l'oreille interne. C'est un des groupes les plus nombreux, il possède au moins 3.000 espèces.

La famille des Cyprinidae qui contient à elle seule 1.300 espèces, forme la majorité des Poissons d'eau douce de l'hémisphère nord et de l'Afrique; *Cyprinus*, *C. carpio* (Carpe), *Barbus* (Barbeau), *Gobio* (Goujon), *Tinca* (Tanche), *Leuciscus* (Ablette), etc., etc.

Les Siluridae, très nombreux aussi (1.000 espèces), sont pour la plupart d'eau douce : *Silurus glanis* du Danube, long de trois mètres; *Ameiurus nebulosus*, Siluridé introduit depuis peu dans les rivières de France.

3. **Symbranchii.** — Poissons anguilliformes, orifices des ouïes confluent en une seule ouverture ventrale. Peu nombreux, quelques espèces seulement, *Symbranchus*, *Amphipnous*.

4. **Apodes.** — Anguilliformes, pas de nageoires ventrales, arc pectoral éloigné du crâne. Se montrent dès le Crétacé (*Urenchelys*). L'Anguille commune, *Anguilla vulgaris*, atteint sa maturité sexuelle dans la mer, ses œufs donnent une larve particulière appelée *Leptocephalus brevirostris*, qui se transforme en une jeune Anguille, laquelle remonte les fleuves pour redescendre à la mer cinq ou six ans après. *Conger* (Congre), *Muræna* (Murène).

5. **Haplomi.** — Ancienne forme, du Crétacé; issus des Malacoptérygiens ils sont reliés à la fois aux Percosoces par les Cyprinodontidæ et aux Acanthoptérygiens de la famille des Berycidæ par les Scopelidæ. Habitent l'eau douce ou la mer profonde et comprennent quatorze familles (BOULENGER) dont nous ne citerons que quelques-unes.

Esocidæ, petite famille de carnivores d'eau douce, *Esox* (Brochet), date de l'Oligocène *Umbra*.

Scopelidæ, nombreuse famille d'animaux des grands fonds avec ou sans appareils phosphorescents, *Scopelus*.

Cyprinodontidæ, *Cyprinodon*, *Anableps*.

Amblyopsidæ, *Amblyopsis spælea*, cavernicole aveugle (Kentucky).

Percopsidæ, *Percopsis* conduisant aux Acanthoptérygiens.

6. **Heteromi.** — Peu nombreux, à citer seulement *Fierasfer* qui habite la cavité intestinale des Holothuries.

7. **Catosteomi.** — Ce sous-ordre, dérivé sans doute des Haplomi, contient différentes familles de Poissons rangés autrefois parmi les Physoclistes, telles que Lamprididæ, Gasterosteidæ, *Gasterosteus* (Épinoche), Autostomatidæ, Fistulariidæ, Centiscidæ, etc., et le groupe des anciens Lophobranches, *Syngnathus*, *Hippocampus*, etc.

8. **Percosoces.** — Ont des caractères intermédiaires entre les Acanthopterygii et les Haplomi.

Scombresocidæ, 200 espèces pour la plupart marines : *Belone* déjà dans l'Éocène supérieur, *Exocetus* (Exocet volant), *Scombresox*.

Atherinidæ, *Atherina* de l'Éocène supérieur à nos jours.

Mugilidæ, *Mugil* (Mulet), nombreuses espèces.

Anabantidæ, *Anabas*, cavité branchiale munie de poches accessoires pour la respiration.

9. **Anacanthini.** — Vessie natatoire sans conduit aérien, nageoires ventrales dessus ou devant les pectorales. Se rapprochent des Acanthopterygii sans avoir leurs nageoires épineuses. Dans ce sous-ordre se trouve la famille des Gadidæ, *Gadus*, *G. morrhua* (Morue), *Merlucius*, *Lota*.

10. **Acanthopterygii.** — Vessie natatoire sans conduit aérien, nageoires ventrales thoraciques ou jugulaires, rayons des nageoires impaires en piquants non articulés.

Ce groupe, le plus nombreux de tous (5.423 espèces), comprend plus de quatre-vingts familles réparties dans neuf grandes divisions, dont les affinités ont été bien indiquées par BOULENGER, mais que nous ne pouvons pas examiner ici. Il dérive des Haplomi auxquels se relie directement la famille Acanthoptérygienne des Berycidæ représentée dès le Crétacé par le genre *Beryx* encore vivant.

Parmi les formes les plus importantes, se rencontrent les :

Perciformes (2.626 espèces) avec les familles des Berycidæ, des Percidæ, *Perca* (Perche), des Serranidæ, *Serranus* Serran (hermaphrodite), des Mullidæ *Mullus* (Rouget), des Chaetodontidæ reliés aux Plectognathes par les Acanthuridæ, des Labridæ, *Labrus*, *Ctenolabrus*;

les Scombriformes avec les Maquereaux, *Scomber*, et les Thons, *Thunnus*;

les Zeorhombi avec la famille des Pleuronectidæ, Soles, Turbots, etc.;

les Gobiiformes dérivés sans doute d'un type peu différent des Percidæ;

les Scleroparei ou Jous cuirassées, dont les différentes familles sont si étroitement liées entre elles que l'on peut établir une série continue allant du genre percoïde *Sebastes* aux Trigles *Trigla*, en passant par les Scorpenidæ ou Rascasses;

les Jugulares avec la famille des Blenniidæ auxquels se rattache le sous-sous-ordre des opisthomi.

11. Opisthomi. — Pas de nageoires ventrales; sont aux Acanthoptérygiens ce que sont les Apodes par rapport aux Malacoptérygiens. Une seule famille, Mastacembelidæ.

12. Pediculati. — La nageoire pectorale est supportée par un pédicule (pseudobranchium) plus ou moins recouvert par l'opercule branchial prolongé en arrière. Groupe aberrant sans doute dérivé des Batrachidæ qui appartiennent eux-mêmes à la division des Jugulares dans les Acanthoptérygiens. Baudroies (*Lophius*), puis des formes bathybiales dérivées des *Lophius*, telles que *Ceratias*, *Himantholophus*.

13. Plectognathi. — Maxillaire supérieur et intermaxillaire immobiles solidement fixés. Groupe très aberrant, étroitement réuni aux Acanthoptérygiens par la famille des Acanthuridæ. Remontent à l'Éocène (*Spinacanthus*). Renferment environ deux cents espèces. On peut citer les genres *Triodon*, *Balistes*, *Ostracion*, *Tetrodon*, *Diodon* et le singulier genre *Orthogoriscus*. *O. mola* (Poisson-lune) à corps ramassé, ne possédant que dix-sept vertèbres, peut atteindre de grandes dimensions (2 mètres).

SOUS-CLASSE III. — DIPNEUSTI

Nageoires paires lobées aiguës, rayons dermiques des nageoires impaires (actinotrichia) plus nombreux que leurs supports, queue hétérocerque ou diphycerque, écailles cycloïdes, crâne autostylique, plaques dentaires trituerantes portées par les os internes de la bouche (palato-ptérygoïdien et splénial) pas de rayons branchiostèges. Vessie natatoire remplissant le rôle de poumons au moins chez les actuels.

Les Dipneustes forment une sous-classe très ancienne, contemporaine des Crossoptérygiens et des Palæoniscidæ dévoniens, avec lesquels leurs espèces paléozoïques ont de nombreux rapports (queue hétérocerque, écailles ganoides, nageoires lobées). Cependant les plaques dermiques qui recouvrent le chondrocrâne sont plus nombreuses, plus petites et disposées suivant un autre type que chez les Crossoptérygiens de la même époque. Ils se divisent en quatre familles.

1^o Ctenodontidæ. — Corps fusiforme, queue hétérocerque ou géphyrocerque, plaques dentaires avec larges collines radiées terminées par des denticules, écailles avec ou sans émail. *Dipterus*, Dévonien inférieur; *Phaneropleuron*, *Scaumenacia*, Dévonien supérieur; *Ctenodus*, Carbonifère.

2^o Uronemidæ. — Corps fusiforme. Dents formées par des plaques distinctes de denticules confluent à leur base. *Uronemus* Carbonifère inférieur, *Conchopoma*, Permien inférieur.

3^o Ceratodontidæ. — Corps allongé, comprimé latéralement, écailles cycloïdes larges. Nageoires paires bisériées. Vessie natatoire formant un poumon unique. Développement direct sans métamorphose.

Un genre mésozoïque avec de nombreuses espèces (*Ceratodus*) du Trias au Jurassique, et un genre actuel *Neoceratodus* des fleuves de l'Australie qui diffère du genre ancien par un moindre degré d'ossification, les plaques dermiques jugales et les arcs branchiaux étant moins complètement ossifiés que chez *Ceratodus*. On remarque de même une régression dans l'ossification des Amphibiens et des Esturgeons actuels comparés à leurs ancêtres paléozoïques (SM. WOODWARD). *Neoceratodus* se rapproche plus que les autres Dipneustes actuels des Poissons typiques, en ce qu'il vit toujours dans l'eau et ne s'enferme point dans la vase.

4^o Lepidosirenidæ. — Corps allongé cylindrique et plus ou moins anguilliforme, petites écailles cycloïdes. Nageoires paires à lobes si étroits qu'elles ressemblent à de simples filaments coniques, sans écailles ni rayons dermiques. Vessie natatoire divisée en un double poumon. Développement avec métamorphose, la larve étant pourvue de branchies externes.

Cette famille, exclusivement actuelle, comprend deux genres, *Protopterus* des fleuves de l'Afrique, *Lepidosiren* du fleuve des Amazones. Ces deux genres s'enfoncent dans la vase lorsqu'arrive la saison sèche, s'enroulent sur eux-mêmes et vivent enfermés dans une sorte de cocon sécrété par eux, qui garde une communication avec l'extérieur; dans cet état ils respirent avec leurs poumons.

Les Dipneustes dérivent sans doute de Crossoptérygiens à nageoires lobées et à dents simples qui, fusionnées, ont formé les plaques tritantes, lesquelles ont entraîné l'autostylie. Ils se rapprochent très étroitement des Poissons par toute leur organisation et il est possible qu'ils soient un jour rangés parmi les Téléostomes (BRIDGE). Leurs rapports avec les Amphibiens sont purement des faits de convergence associés avec des dispositions adaptatives et parallèles dues à un même milieu. Au lieu de mettre les Dipneustes dans la généalogie directe des Amphibiens il est plus raisonnable de penser que tous deux dérivent de quelque Crossoptérygien primitif à tendances élasmobranches, puis se sont ensuite modifiés suivant des lignes parallèles à certains égards (BRIDGE).

On avait pensé autrefois que les Dipneustes actuels étaient les plus primitifs et les plus étroitement reliés à la souche ancestrale, tandis que les anciens types comme *Dipterus* étaient regardés comme très spécialisés. DOLLO a montré

qu'au contraire ces derniers étaient les plus archaïques et que les actuels en sont sortis par une série de changements régressifs. Partant du genre dévonien *Dipterus*, on peut suivre l'évolution de ces êtres dans une série constituée par *Dipterus*, *Scaumenacia*, *Phaneropleuron*, *Uronemus*, *Ceratodus* (*Neoceratodus*), *Protopterus* et *Lepidosiren*. Les plus importantes modifications portent sur : 1° l'union graduelle des nageoires impaires distinctes en une nageoire impaire continue; 2° la substitution d'une queue géphyrocerque à une queue hétérocerque; 3° la dégénérescence de la squamation, les écailles ganoïdes des anciens types étant remplacées par des non-ganoïdes; 4° la réduction du nombre des os dermiques du crâne et la perte de leur revêtement d'émail; 5° la suppression des plaques jugulaires, et 6° la réduction de la dimension des os operculaires.

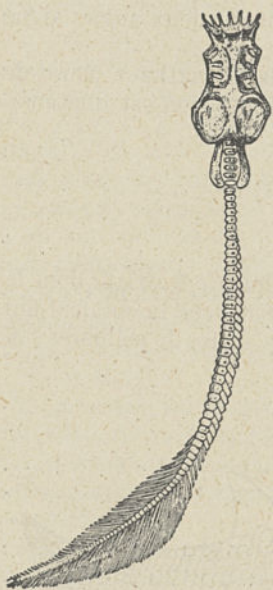


FIG. 289. — *Palaeospondylus gunni*, emprunté à DEAN, d'après TRAQUAIR.

GROUPES INCERTÆ SEDIS.

Nous citerons maintenant quelques groupes fossiles que l'on ne peut relier avec certitude (BRIDGE) aux divisions précédemment étudiées.

I. — *Palaeospondyli*.

Petits animaux pisciformes, longs de 0 m. 04 à 0 m. 10, colonne vertébrale avec *centres calcifiés*, pas de côtes, arcs neuraux et neurépines, queue avec arcs hémaux et neurépines. Crâne avec base élargie, terminée en avant par un cercle de cirres calcifiés. Pas de traces de mâchoires, d'arcs branchiaux, de membres pairs ou de ceintures ni d'écailles ou de squelette dermique. Dévonien inférieur. *Palaeospondylus*.

Ces animaux ont été rapprochés des Agnatha à cause de l'absence de mâchoires, de membres, de squelette dermique, mais ils en diffèrent profondément par leur colonne pourvue de corps vertébraux, si simples soient-ils. GRAHAM KERR les a regardés comme des larves d'Arthrodères ou de Dipneustes.

II. — *Ostracodermi*.

Ce groupe renferme les plus anciens Vertébrés connus, représentés dès le Silurien supérieur par des animaux dont le corps, terminé par une queue de Poisson, hétérocerque, était enfermé en avant dans une sorte de bouclier céphalothoracique plus ou moins compliqué. Pas de nageoires paires. Pas de traces de mâchoires, des yeux latéraux, et parfois un œil pinéal. Pas de squelette axial segmenté. Principaux groupes : 1° *Heterostraci*; 2° *Osteostraci*.

Les *Heterostraci* forment pour TRAQUAIR une série naturelle de formes commençant par des êtres dérivés d'Elasmobranches, comme *Cœtrolepis* (bouclier

formé de denticules distincts) et conduisant par *Drepanaspis*, *Psammosteus* à *Pteraspis* avec large bouclier continu.

Dans le groupe des Osteostraci dont les affinités avec le précédent sont

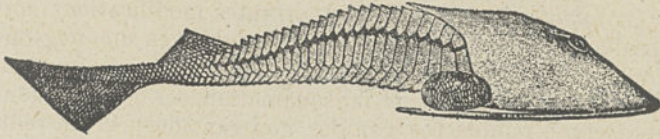


FIG. 290. — *Cephalaspis Lyelli*, restauré par LANKESTER, emprunté à DEAN.

encore fort obscures, le bouclier se continue latéralement par deux angles aigus prononcés en forme de cornes, *Cephalaspis*.

Les Ostracodermes ont été souvent rangés dans les Agnatha à cause de l'absence de mâchoires et de membres pairs, mais leur position est douteuse, comme celle du groupe suivant.

III. — Antiarchi.

Ressemblent grossièrement à un Ostracoderme tel que *Cephalaspis*, dont les angles latéraux du bouclier céphalique, devenus plus prononcés, lui seraient unis par une articulation qui en fait des appendices mobiles, sortes de membres sans

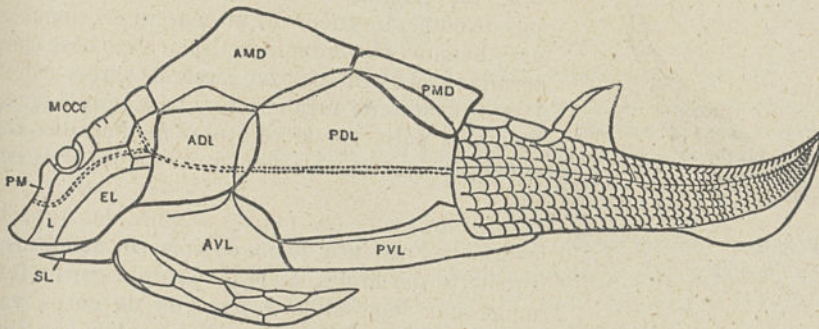


FIG. 291. — *Pterichthys testudinarius*, restauré par TRAQUAIR, emprunté à DEAN.

Les deux lignes parallèles de points indiquent les organes de la ligne latérale; sur le tronc les contours épais représentent le bord saillant des plaques, les contours minces, l'étendue de recouvrement.

ADL, plaque dorso-latérale antérieure; — AMD, plaque médiane dorsale antérieure; — AVL, plaque ventro-latérale antérieure; — EL, plaque extra latérale (opercule); — L, plaque labiale; — MOCC, plaque occipitale médiane; — PM, plaque prémédiane; — PDL, plaque dorso-latérale postérieure; — PMD, plaque médiane dorsale postérieure; — PVL, plaque ventro-latérale postérieure; — SL, plaque semi-lunaire.

analogues chez aucun Vertébré. En arrière du bouclier céphalique un bouclier thoracique plus étendu. Pas de mâchoires.

L'espèce la plus typique est *Pterichthys* du Dévonien. Comme il a été dit

ci-dessus on les a rapprochés des Ostracodermes, par suite des Agnatha, ou, d'autres fois, des Arthrodira, à cause de leur bouclier thoracique. Leurs singuliers appendices en font un groupe à part dont les affinités sont inconnues.

IV. — Arthrodira.

Tête avec bouclier céphalique, orbites, mâchoires, parfois un trou pinéal. Bouclier thoracique articulé avec le céphalique au niveau de la nuque. Nageoires pectorales inconnues, pelviennes présentes. Crâne autostylique. Colonne acentrique. Dents coniques fusionnées à leur base avec le tissu osseux des mâchoires pour former des plaques dentaires plus ou moins puissantes, queue hétérocerque.

Les Arthrodères, ainsi nommés à cause de l'articulation nuchale (ἄρθρον, jointure, δειρή, nuque) de leurs boucliers céphalique et thoracique, forment le groupe dominant dans le Dévonien, comme le font les Elasmobranches dans le Carbonifère et les Téléostéens à l'époque actuelle (BASH. DEAN).

Les uns étaient subcylindriques faits pour nager doucement, d'autres

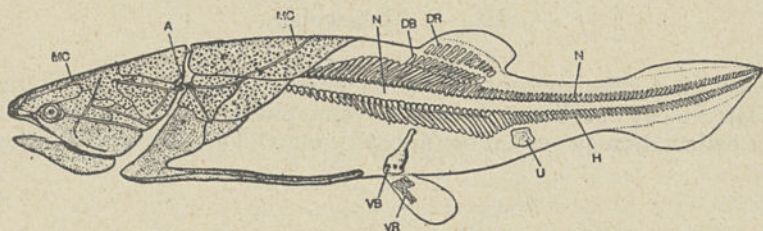


FIG. 292. — *Coccosteus decipiens*, d'après SM. WOODWARD, emprunté à DEAN.

A, articulation du tronc et de la tête; — DB, cartilages basaux de la nageoire dorsale; — DR, cartilages radiaux de la même; — H, arcs hémaux; — MC, canaux muqueux; — N, arcs neuraux; — U, plaque médiane impaire de la région ventrale postérieure; — VB, pièces basales de la nageoire ventrale; — VR, ses pièces radiales.

(*Mylostoma*) étaient presque aplatis comme des Raies. Leur taille varie de celle d'une Perche à celle de grands Squales (8 mètres environ). Les plus petits (*Coccosteus*) avaient environ 0 m. 50; *Dinichthys* mesurait plus de 3 mètres; *Titanichthys* plus de 7 mètres. Ces deux derniers avaient un trou pinéal. Les dents varient depuis les formidables cisailles de *Dinichthys* jusqu'aux mandibules en forme de lèvres de *Titanichthys*, en passant par les dents lacérantes de *Trachosteus* et de *Diplognathus*, ou par les dents broyeuses de *Mylostoma*, qui rappellent celles des Cestraciontes.

On a rapproché ces animaux des Dipneustes à cause de leurs plaques dermiques, de leur denture et surtout de leur autostylisme. Mais cet autostylisme, s'il était bien prouvé, ce qui n'est pas encore le cas, pourrait être regardé comme une condition secondaire, en rapport avec la denture (BRIDGE). D'autre part, la disposition des os de la voûte du crâne et l'arrangement des pièces endosquelettiques des nageoires pelviennes se rapprochent de ce qui existe chez les Téléostomes. Aussi doivent-ils, d'après TRAQUAIR, être rangés parmi ces derniers.

BIBLIOGRAPHIE

CUVIER et VALENCIENNES. *Histoire naturelle des Poissons*. Paris, 1828-1849, 22 volumes.
— J. MÜLLER. *Vergleichende Anatomie d. Myxinoïden*. Berlin, 1835-1841. — MOREAU. *Histoire naturelle des Poissons de la France*. 3 vol. Paris, 1881. — C. ZITTEL. *Traité de Paléontologie*. Trad. franç. par Ch. Barrois. Paléozoologie, T. III, 1893. — DEAN, BASHFORD. *Fishes, living and fossils*, etc., New-York, 1895. — ED. PERRIER. *Traité de Zoologie*, fasc. VI. Poissons, 1903. — T. W. BRIDGE *Fishes* (Exclusive of the Systematic Account of Teleostei), Cambridge natural History, Vol. VII, 1904. — G.-A. BOULENGER. *Systematic Account of Teleostei*, dans le volume précédent. — BROWN's. *Classen und Ordnungen*, etc. *Fische*, ouvrage commencé par HUBRECHT, 1876, puis continué par SAGEMEHL (quelques livraisons seulement), repris par FAVARO, 1909, et en cours de publication.

CHAPITRE III

CLASSE III. — AMPHIBIA

Le groupe des Amphibiens est très ancien, c'est lui qui compte les espèces les plus vieilles de Vertébrés terrestres, il remonte au moins jusqu'au Dévonien. Après avoir fourni des formes très puissantes et très variées pendant la période paléozoïque, il est bien déchu de sa splendeur et n'est représenté maintenant que par trois ordres dont deux fort peu riches en espèces (Urodèles et Apodes); le troisième, celui des Anoures, est très spécialisé mais encore très nombreux.

Il se divise en deux sous-classes : 1° les Phractamphibia ou Amphibiens cuirassés, aussi appelés Palæamphibia (HAECKEL), et représentés par les seuls Stegocephalia; 2° les Lissamphibia ou Amphibiens nus qui comprennent toutes les espèces actuelles groupées en trois ordres, Anura, Urodela, Apoda. Ces derniers, à cause de leurs écailles dermiques et de leurs vertèbres amphicoèles à corde persistante, sont réunis par HAECKEL aux Stegocephalia dans la sous-classe des Phractamphibia.

SOUS-CLASSE I. — STÉGOCEPHALIA

Les Stégocephalia sont caractérisés par leur crâne pourvu d'une voûte complète de plaques osseuses dont la surface est ornée de rayures, de pointes ou de grains formant des dessins variés. La face dorsale du crâne est percée de cinq orifices, deux antérieurs, les narines, deux postérieurs, les orbites, et un peu en arrière de ceux-ci un trou médian, le *trou pariétal*. La fosse temporale, que l'on trouvera toujours chez les Vertébrés terrestres, est recouverte ici par des plaques osseuses. Ces plaques rappellent celles de la tête des Crossoptérygiens, auxquels les Stégocéphales empruntent encore d'autres caractères, tels que le trou pinéal et la forme plissée de leurs dents. Ces dents, implantées sur les mâchoires et sur le vomer ou sur le palais, sont coniques et creuses; l'ivoire forme autour de la pulpe un revêtement simple ou contourné en plis radiés qui se compliquent, chez certaines espèces, de sinuosités latérales devenant

extrêmement embrouillées chez les Labyrinthodontes. Il y a d'habitude quatre membres disposés pour la marche (manquant chez les Aistopoda); la ceinture pectorale est renforcée par des os de membrane ornés de dessins comme ceux du crâne, et qui sont généralement au nombre de trois, un médian (épisternum) et deux latéraux (clavicules).

Il y a des écailles ou des plaques osseuses dermiques de formes variées.

Les caractères qui permettent de regarder les Stégocéphales comme des

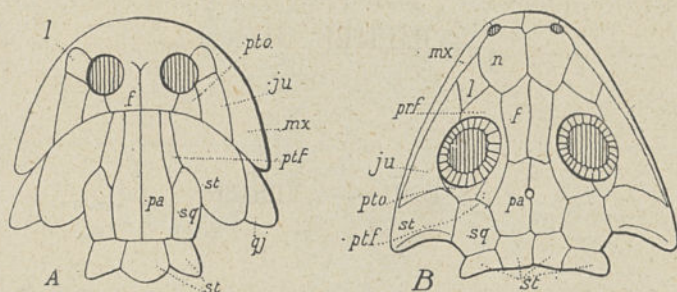


FIG. 293. — Contour des pièces de la voûte du crâne, A, chez un *Crossoptérygien* (*Rhizodopsis*), B, chez un *Stégocéphale* (*Pelosaurus*), d'après A. SM. WOODWARD

f., frontal; — *ju.*, sous-orbitaire postérieur (A), ou jugal (B); — *f.*, sous-orbitaire antérieur (A), ou lacrymal (B); — *m. x.*, maxillaire; — *n.*, nasal; — *pa.*, pariétal; — *prf.*, préfrontal; — *ptf.*, post-frontal; — *pto.*, sous-orbitaire postérieur et supérieur (A), ou post-orbitaire (B); — *qj.*, plaque jugale ressemblant au quadrato-jugal des Stégocéphales; — *st.*, supratemporal et plaque jugale (prosquamosal); — *sq.*, squamosal).

Amphibiens sont les suivants : 1° la présence chez les larves d'arcs branchiaux souvent constatés dans diverses espèces; 2° leurs côtes courtes n'encerclant pas le thorax et ne s'unissant jamais à un sternum; 3° leurs deux condyles occipitaux; 4° la présence de canaux muqueux (organes de la ligne latérale) creusés dans les os de la voûte du crâne.

Ils se divisent en trois groupes auxquels on donne la valeur d'ordres.

ORDRE I. — **Lepospondyli.**

Les corps vertébraux ont la forme d'étuis creux, remplis pendant la vie par la corde persistante. Les animaux qui présentent cette structure forment deux sous-ordres.

A. **Branchiosauri.** — Animaux de petite taille de 0 m. 15 à 0 m. 20, pourvus d'une queue large et courte, ressemblant aux Salamandres et aux Tritons, munis de dents coniques simples et d'écailles ventrales. — Représentés dès l'époque houillère par les genres *Amphibamus*, *Raniceps*, ils se continuent dans l'ère permienne par les genres *Branchiosaurus* — (dont le développement larvaire a pu être suivi presque pas à pas par CREDNER, grâce à un nombre considérable d'exemplaires comprenant des larves branchiées et des

adultes non branchiés), *Protriton*, *Melanerpeton*, *Pelosaurus*. On rattache aussi aux Branchiosaurs les genres carbonifériens *Urocordylus* et *Keraterpeton*, autrefois rangés parmi les Stégocéphales Microsauriens, dont la plupart sont main-

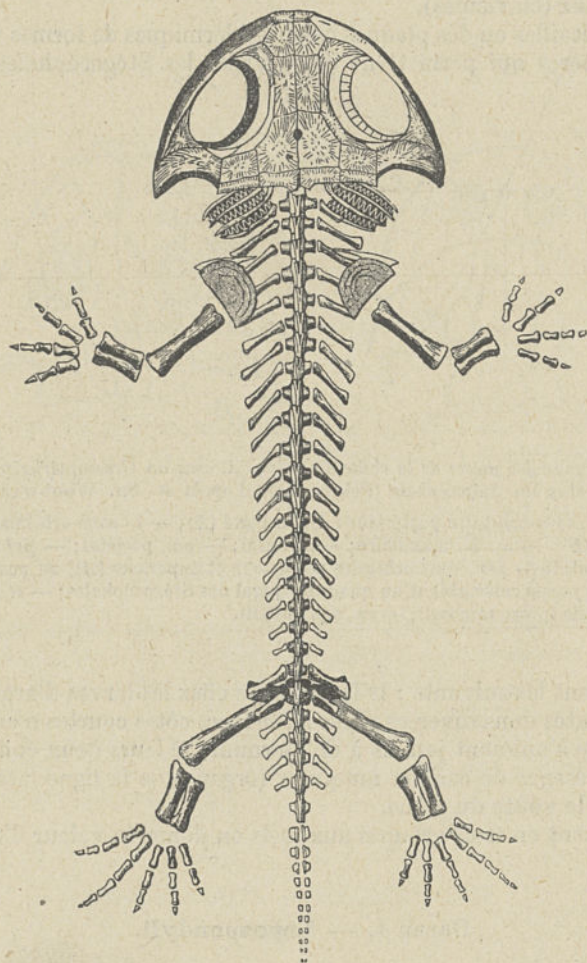


FIG. 294. — Restauration d'une larve de Branchiosaurus, d'après CREDNER
(empruntée à ZITTEL).

généralité Fp. 960

tenant rapportés aux Reptiles. *Keraterpeton* est un animal de 0 m. 50 environ de longueur, caractérisé par des cornes osseuses pointues, mobiles, insérées sur la partie postérieure du crâne et dirigées en arrière.

B. Aistopoda. — Ce groupe est représenté par deux genres des périodes carbonifère et permienne, *Dolichosoma* et *Ophiderpeton*, caractérisés par le manque de membres et leur corps serpentiforme qui les rapproche des Cécilies actuelles. *Dolichosoma* avait environ 1 mètre de longueur.

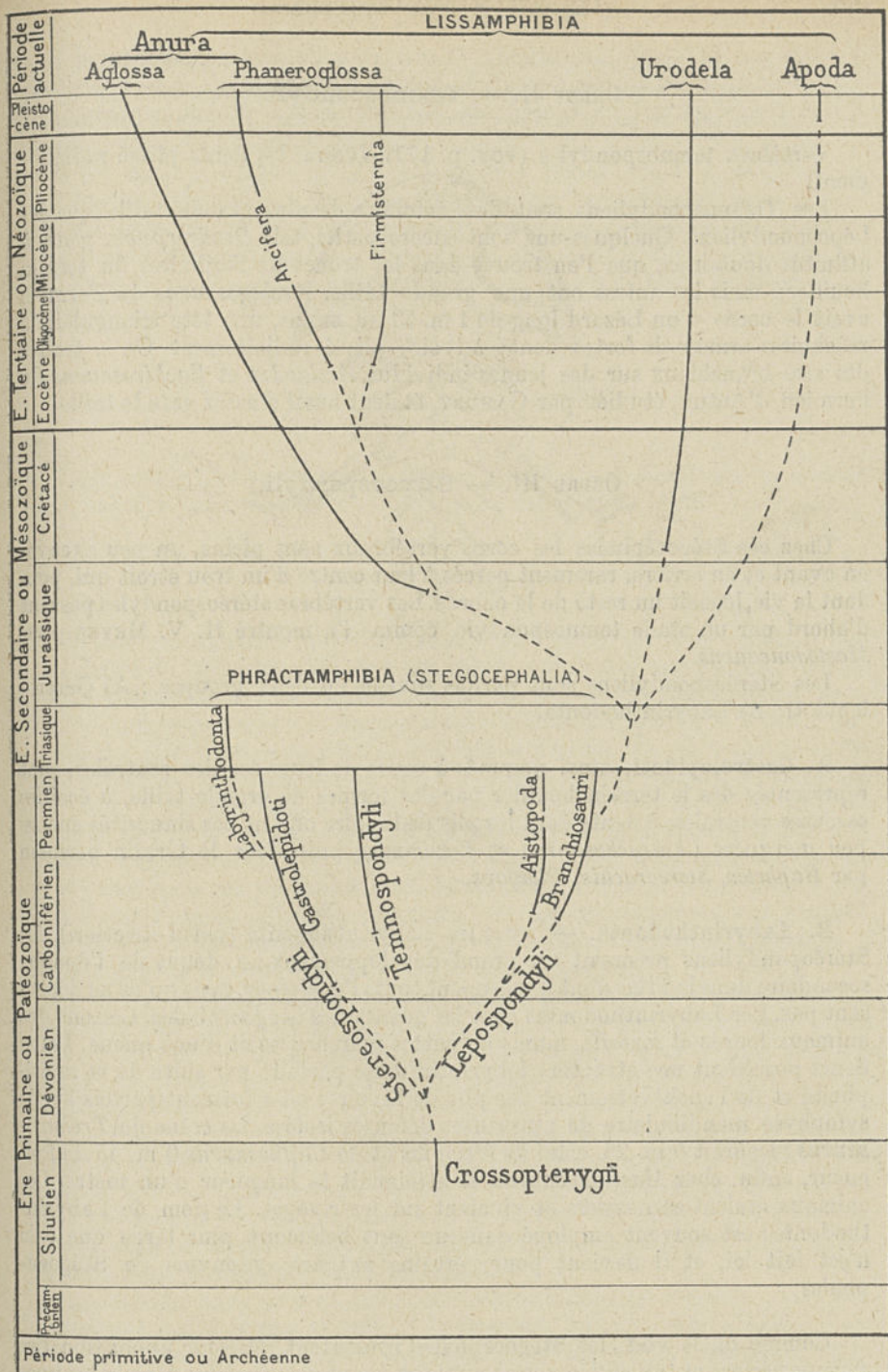


TABLEAU V. — Classe des Amphibiens.

ORDRE II. — **Temnospondyli.**

Vertèbres temnospondyles (voy. p. 177). Ivoire des dents plissé radiairement.

Les Temnospondyliens sont des animaux de plus grande taille que les Lépospondyliens. Quelques-uns sont encore petits, tels *Dendrerpeton*, genre à affinités douteuses, que l'on trouve dans les troncs de Sigillaires du terrain houiller; mais les autres ont une grande taille. *Archegosaurus* du Permien avait le corps d'un Lézard long de 1 m. 50 au moins, une tête triangulaire à mâchoires armées de fortes dents à ivoire plissé radiairement. On a trouvé des arcs branchiaux sur des jeunes individus. *Actinodon* et *Euchirosaurus* du Permien d'Autun, étudiés par GAUDRY, étaient aussi d'assez grande taille.

ORDRE III. — **Stereospondyli.**

Chez ces Stégocéphales les corps vertébraux sont pleins, un peu excavés en avant et en arrière, rarement percés à leur centre d'un trou étroit qui, pendant la vie, logeait un reste de la corde. Les vertèbres stéréospondyles passent d'abord par un stade temnospondyle, comme l'a montré H. V. MEYER pour *Mastodonsaurus*.

Les Stéréospondyliens sont parfois divisés en deux groupes : A) Gastrolepidoti; B) Labyrinthodonta.

A. **Gastrolepidoti**, ainsi nommés à cause de leurs écailles ventrales, sont représentés dès le terrain houiller par des formes de grande taille, à écailles osseuses ventrales, à dents dont les plis de l'ivoire offrent des sinuosités encore peu marquées (*Antrachosaurus* et *Loxomma*), puis dans le terrain permien par *Baphetes*, *Stereorachis*, *Platyops*.

B. **Labyrinthodonta**. — Avec les Labyrinthodonta (sensu strictiori), les Stéréospondyliens prennent un grand développement au début de l'époque secondaire dans le Trias dont ils occupent toute l'épaisseur, mais qu'ils ne dépassent pas. Les Labyrinthodontes sont les géants des Stégocéphales. Ce sont des animaux lourds et massifs, munis de pattes marcheuses et d'une queue. Leurs dents possèdent une structure labyrinthiforme parfaite par suite de la multiplicité et de l'enchevêtrement des plis de l'ivoire; elles forment parfois sur la symphyse mandibulaire de puissantes défenses isolées. Le crâne de *Trematosaurus* mesurait 0 m. 25, celui de *Metopias* et de *Capitosaurus* 0 m. 45 de longueur, enfin, chez *Mastodonsaurus*, il atteignait la longueur d'un mètre. Ces animaux étaient carnassiers et vivaient sur les rivages. Le nom de Labyrinthodontes est souvent employé dans un sens beaucoup plus large que cela n'est fait ici, et il devient pour certains auteurs synonyme de Stégocéphales.

Comme on le voit, les Stégocéphales présentent dès leur apparition des formes variées et très différenciées qu'il est impossible de faire dériver les unes des autres : formes salamandroïdes assez semblables aux Salamandres de nos

jours, sauf leur squelette dermique; formes lacertiennes à longue queue et à appendices céphaliques (*Keraterpeton*); formes ophidiennes apodes; formes carnassières de grande taille se rapprochant par leur genre de vie des Crocodiles actuels (*Labyrinthodontes* proprement dits).

Il est donc probable qu'ils avaient déjà avant l'époque houillère un long passé pendant lequel ils se sont différenciés. Les différents types coexistent dès le début de leur apparition (Houiller) et l'évolution que certains d'entre eux subissent jusqu'au Trias consiste simplement dans l'accroissement de leur taille et dans la complication de la structure labyrinthiforme des dents (ZITTEL).

SOUS-CLASSE II. — LISSAMPHIBIA

Cette sous-classe comprend les formes actuelles à peau généralement nue; elle se subdivise en trois ordres : 1^o Apoda; 2^o Urodela; 3^o Anura.

ORDRE I. — Apoda.

Ce sont des animaux serpentiformes mesurant de quelques pouces à plus d'un mètre de longueur, dont la peau, munie souvent de petites écailles dermiques cachées dans son épaisseur, présente des sillons transversaux équidistants qui la partagent en anneaux aussi nombreux que les vertèbres chez les larves, plus nombreux ensuite par dédoublement. La tête, petite, a des yeux atrophiés et cachés sous la peau ou même recouverts par le maxillaire supérieur. A côté de l'œil, entre lui et les narines, existe un petit tentacule sensoriel. Il y a un cou assez long (le cœur est à 13 centimètres de la tête chez *Cæcilia compressicauda* (WIEDERSHEIM)). Le tronc, fort long, comprend la majeure partie du corps, l'orifice cloacal étant placé presque à l'extrémité caudale. Chez *Cæcilia oxyura* on trouve encore sept ou huit anneaux derrière le cloaque, chez *Epicrium glutinosum* seulement cinq, et chez *Siphonops annulatus* il n'existe plus de segments derrière lui (WIEDERSHEIM).

Cette disparition presque complète de la queue est rare chez les animaux serpentiformes, elle est peut-être liée au genre de vie des Apodes qui, comme les Vers de terre habitent des galeries qu'ils creusent dans la terre molle et humide, et comme ceux-ci ont l'anus terminal. Les côtes sont très réduites (contrairement à ce qui s'observe chez les Serpents), et la progression s'effectue comme chez les Vers de terre par des mouvements péristaltiques de la peau aidés par ses nombreux sillons annulaires. Les embryons portent des branchies externes très vascularisées qui respirent l'air dissous dans les liquides de l'œuf et ne servent pas à la respiration aquatique directe, car même dans les espèces qui ont une vie larvaire aquatique elles sont atrophiées avant le commencement de cette dernière (*Hypogeophis glutinosa*.)

Les Apoda comprennent une quarantaine d'espèces réparties dans dix-sept genres, les un muni d'écailles, *Ichthyophis*, *Hypogeophis*, *Cæcilia*, *Gymnophis*, etc., les autres à écailles très réduites ou manquant même tout à fait, *Typhlonectes*, *Siphonops*, *Gegenophis*, etc.

La position systématique des Apoda est controversée. HAECKEL, tenant

compte de leurs écailles dermiques, les réunissait aux Stégocéphales dans la sous-classe des Phractamphibia et les faisait dériver directement des Aistopoda. Bien qu'ils possèdent en effet des caractères archaïques, notamment dans leur appareil branchial, on les rattache cependant aux autres Amphibiens actuels; ils ne sont point connus à l'état fossile. Certains auteurs (COPE, les SARASIN) les regardent comme très proches parents des Urodèles, parmi lesquels *Amphiuma* représente pour eux une forme néoténique (voy. ce mot, p. 623) d'Apodes. La disparition des membres chez certains Urodèles appuie cette manière de voir.

ORDRE II. — Urodela.

Animaux salamandriniformes généralement de petite taille; les plus grands (*Cryptobranchus* ou *Megalobatrachus*) peuvent atteindre et dépasser 1 mètre. Peau nue complètement dépourvue d'écailles dermiques, généralement quatre pattes marcheuses.

Les Urodèles dérivent probablement des Stégocéphales et en particulier des Branchiosauri, mais on ne leur connaît pas de représentants fossiles remontant jusqu'à ces derniers. Le plus ancien connu (*Hylaeobatrachus*) est du Crétacé inférieur et paraît être un Pérennibranché. D'autres genres se rencontrent dans le Tertiaire, notamment le fameux *Homo Diluvii testis* de SCHEUCHZER, reconnu par CUVIER pour une Salamandre et rapproché actuellement du genre *Cryptobranchus*.

On a pendant longtemps divisé les Urodela en trois groupes qu'il faut rappeler à cause de l'importance qu'ils ont eue à un moment donné dans les questions de phylogénèse.

A. **Pérennibranches.** — Vertèbres amphicœles avec chorde persistante, trois paires de branchies externes, persistantes, ainsi que les fentes branchiales. A ce groupe appartiennent cinq genres : *Necturus*, *Proteus* (le célèbre habitant des lacs souterrains de la Carniole, aveugle et dépourvu de pigment), *Typhlomolge* (remplaçant *Proteus* dans les grottes du Texas), *Siren* qui manque de membres postérieurs, et *Pseudobranchus*.

B. **Dérotérèmes.** — Les branchies externes disparaissent mais les fentes branchiales persistent plus ou moins sous un opercule qui laisse un orifice ouvert d'une manière permanente sur les deux côtés ou sur un seul côté du cou, d'où le nom du groupe (*δίρρ*, évident, *τρῆμα*, trou). Ils sont représentés par les genres *Amphiuma* et *Cryptobranchus* (comprenant aussi l'ancien genre *Menopoma*). Ce sont les géants des Urodèles actuels et les plus voraces, ils s'attaquent même aux Poissons dont ils détruisent une grande quantité.

C. **Salamandrines.** — Vertèbres opisthocœles, chorde entièrement disparue chez l'adulte. Les branchies externes s'atrophient plus ou moins tard, les fentes branchiales se ferment, le squelette des derniers arcs branchiaux disparaît et l'orifice operculaire s'oblitére en même temps que la cavité branchiale.

Ce groupe contient la grande majorité des Urodèles, *Spelerpes*, *Plethodon*, *Batrachoseps*, *Amblystoma*, *Triton* ou *Molge*, *Salamandrina*, *Salamandra*, etc.

On avait pensé à un moment donné que ces trois groupes répondaient à trois étapes du développement des Urodèles encore actuellement récapitulées dans l'embryologie du groupe le plus différencié, celui des Salamandrinae. Actuellement on n'admet plus des groupes aussi tranchés et aussi graduellement sériés, mais on divise les Urodèles en quatre familles dont les deux premières (Sirenidae et Proteidae) répondent aux anciens Pérennibranches, la famille des Amphiumidae aux Dérotrèmes et celle des Salamandridae aux Salamandrinae.

En outre on ne regarde plus les Pérennibranches comme un groupe homogène, mais comme la réunion artificielle de formes très différentes amenées à cette convergence par une adaptation complète à la vie aquatique. Beaucoup d'entre eux ont certainement des caractères très primitifs (vertèbres amphicoèles et chorde persistante), mais la permanence des branchies n'est pas un caractère ancestral, c'est une acquisition secondaire.

La formation de ce groupe s'explique aisément par la connaissance des phénomènes de *néoténie*, ou de conservation des caractères larvaires (*νέος*, jeune, et *τείνω*, je prolonge). On observe en effet souvent chez les Urodèles, comme aussi chez les Anoures, cette tendance à conserver ces caractères très tard, même jusqu'au moment où la reproduction est possible. La néoténie, qui n'est jamais que partielle chez les Anoures et se borne à reculer la métamorphose jusqu'après l'hibernation, devient totale chez certains Urodèles. Une espèce du genre *Amblystoma*, l'*Amblystoma tigrinum*, est célèbre sous ce rapport parce que ses larves atteignent ordinairement à l'état branchié leur maturité sexuelle et se reproduisent sous cet état. On les avait naturellement considérées comme un genre de Pérennibranches qui avait été désigné sous le nom de *Siredon pisciformis*. Lorsque les conditions de milieu s'y prêtent, le *Siredon* ou Axolotl se transforme en *Amblystoma*.

ORDRE III. — Anura.

Animaux à peau nue, corps ramassé, aplati, pourvu de quatre pattes dont les postérieures plus fortes sont disposées pour le saut. L'organisation de ces animaux est caractérisée par la profonde métamorphose qui entraîne leur vertèbre sacrée et, par suite, le point d'application de la force des membres postérieurs jusqu'au milieu ou même un peu en avant du milieu du tronc. Cette modification, unique parmi les Vertébrés, est très favorable au saut et à la natation.

Les Anoures présentent un développement larvaire assez long suivi d'une métamorphose très importante. A l'éclosion, les larves, très petites, ne possèdent pas encore de queue mobile et s'attachent aux corps flottants par des organes adhésifs, sortes de glandes épidermiques situées à la face ventrale de la tête. Lorsque la queue est devenue mobile ces organes s'atrophient. Il existe d'abord des branchies externes assez simples, puis des branchies internes de nature ectodermique (fausses branchies internes). L'opercule se soude au corps sur la plus grande partie de son bord libre, et chaque chambre branchiale s'ouvre d'abord par un orifice latéral propre (spiracle). Les deux spiracles demeurent isolés chez les Aglosses, ou convergent et s'ouvrent ensemble par une ouverture médiale et ventrale (Discoglosses), ou encore le canal spiraculaire du côté droit ferme son ouverture et va se jeter dans le gauche qui lui sert

d'émissaire, il y a un seul spiracle ventral à gauche (tous les autres Anoures). La bouche est armée d'une sorte de bec corné (lèvre inférieure) et de plusieurs rangées de denticules cornées (lèvre supérieure) qui font l'office d'une râpe avec laquelle la larve ronge les végétaux aquatiques ou les débris d'animaux morts qui forment sa nourriture (principalement végétale cependant). Les pattes antérieures se développent les premières mais restent longtemps cachées par l'opercule. Le tronc est très court et comprend de cinq à huit vertèbres présacrées seulement, alors qu'il y en a treize chez les Tritons où la colonne présacrée est la plus courte. La métamorphose est profonde et porte à la fois sur la tête qui s'allonge beaucoup, sur le bassin, sur la partie postérieure du tronc (voy. p. 229) et sur la queue. La résorption de cette dernière s'effectue par phagocytose.

On a souvent dit que le développement des Anoures récapitule l'évolution suivie par les Urodèles et jalonnée par eux de formes permanentes. En réalité le parallélisme n'existe qu'entre les conditions de vie et l'atrophie des branchies ayant fonctionné pendant plus ou moins longtemps. Autrement l'organisation intérieure diffère profondément; le têtard est déjà déterminé comme Anoure par la brièveté de son tronc au moment où il offre le stade pérenni-branchie, on a vu aussi page 176 que l'évolution de ses vertèbres appartient à un autre type que celui des vertèbres des Urodèles.

Les Anoures forment un groupe nombreux présentant dans chacune des grandes familles qui le composent des adaptations multiples à la vie terrestre, arboricole, aquatique ou même fouisseuse. On les divise en deux sous-ordres.

1° Aglossa. — Anoures dépourvus de langue, comprennent peu de formes (trois genres vivants : *Xenopus* ou *Dactylethra*, *Hymenochirus*, *Pipa*, et un genre fossile *Palæobatrachus*). Ils ont à la fois des caractères primitifs (présence de l'artère sacrée, de deux spiracles, etc., et des caractères de haut développement (réduction du nombre des vertèbres présacrées, riche cloisonnement du poumon, etc.). L'absence de langue peut être considérée comme une adaptation à la vie aquatique qu'ils mènent tous.

2° Phaneroglossa. — Anoures pourvus d'une langue, comprennent un grand nombre d'espèces réparties dans plusieurs familles que l'on peut ranger elles-mêmes dans deux catégories, suivant la disposition de la ceinture scapulaire : les Arcifera et les Firmisternia.

A. ARCIFERA. — Les Arcifères ont les épioracoides chevauchant l'un sur l'autre et se recouvrant sur la ligne médiane ventrale; ils comprennent les familles des Discoglossidæ, peu nombreux, cinq genres et six espèces (*Bombinator*, *Alytes*, etc.); des Pelobatidæ plus nombreux (*Pelobates*, *Pelodytes*, etc.); des Bufonidæ ou Crapauds (*Bufo*, etc.) qui comprennent environ cent espèces réparties dans huit genres; des Hylidæ qui renferme la Rainette de nos pays, *Hyla arborea*, et comporte un grand nombre d'espèces (150); des Cystignatidæ, famille nombreuse en espèces exotiques (150) de l'Amérique tropicale et de l'Océanie, parmi lesquelles *Hylodes Martinicensis* qui accomplit toute sa métamorphose dans l'œuf.

B. FIRMISTERIA. — Les Firmisterniens dont les épioracoides s'affrontant sur la ligne médiane sont unis l'un à l'autre d'une manière ferme, compren-

nent deux familles seulement : les Engystomatidæ, qui renferment de très nombreuses espèces tropicales (60) de l'Ancien et du Nouveau-Monde, et les Ranidæ, famille également très riche en espèces (280) dans laquelle prend place le genre *Rana* avec plus de cent espèces pour lui seul.

Les Anoures dérivent sans doute d'un tronc commun avec les Urodèles et issu lui-même des Branchiosauroïdes, mais on n'observe aucune forme de transition, et le plus ancien Anoure connu, *Palæobatrachus*, rencontré d'abord dans le Tertiaire, puis retrouvé récemment dans le Jurassique supérieur, est un Batracien absolument typique.

BIBLIOGRAPHIE

ANT. DUGÈS. *Recherches sur l'Ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges*. Mémoires des savants étrangers à l'Acad. des Sciences, T. VI, 1834. — A.-M.-C. DUMÉRIL et G. BRON. *Erpétologie générale*, etc., 9 volumes. Paris, 1834-1854 (Amphibiens, Vol. VIII et IX). — C. K. HOFFMANN. *Amphibien in Brown's Klassen und Ordnungen d. Thierreiches*. Leipzig, 1873-1878. — ZITTEL. *Paléontologie*, T. III, 1893. — E. GAUPP. *Die Anatomie des Frosches* (3^e édition de l'Anatomie de la Grenouille par ECKER et WIEDERSHEIM), 1896-1904. — H. GADOW. *Amphibia and Reptiles*. Cambridge natural History, Vol. VIII. London, 1901. — G. BOULENGER. *Les Batraciens*, in *Encyclopédie scientifique*. Paris, 1909 (contient une riche bibliographie).

CHAPITRE IV

CLASSE IV. — REPTILIA

Les Reptiles méritent d'attirer fortement l'attention du morphologiste parce qu'ils présentent une richesse de formes vraiment inouïe si l'on tient compte, comme on doit nécessairement le faire, des fossiles. Il est difficile de leur assigner une définition précise parce que l'on ne peut faire entrer en ligne de compte les parties molles, à cause des fossiles, et parce qu'ils occupent parmi les Vertébrés une position centrale formant comme un nœud entre les autres formes. En effet, il est à peine douteux qu'ils dérivent des Stégocéphales dont leurs formes inférieures présentent certains traits; d'autre part, les Oiseaux se rattachent à eux par tant de caractères que malgré l'impossibilité d'indiquer pour le moment leur ancêtre reptilien, leur dérivation de quelque Reptile est un postulat nécessaire; enfin les Mammifères se relient également aux Reptiles, soit qu'on les fasse dériver des Théromorphes qui présentent certains caractères mammaliens très frappants, soit qu'on les rattache à des formes moins différenciées, comme le fait HAECKEL.

Le nombre considérable de formes purement fossiles nous force à attribuer dans cet exposé une importance prépondérante au squelette.

Dans ce dernier, un seul trait différencie constamment les Reptiles des Mammifères, c'est la présence d'un os carré servant à l'articulation de la mandibule, qui est toujours elle-même composée de plusieurs pièces. D'autres caractères importants sont tirés du crâne et des dents.

On a proposé diverses classifications des Reptiles et il règne parmi elles une certaine confusion tenant à ce que les mêmes noms ont été employés pour désigner des groupes de valeur différente (sous-classes, ordres et même sous-ordres). Il est justifié d'élever au rang de sous-classes les ordres des anciens auteurs, parce que ces groupes sont bien plus distincts les uns des autres que ne le sont les ordres des Mammifères pris comme modèles (Gadow). En tenant compte des fossiles on distingue onze sous-classes.

SOUS-CLASSE I. — PROREPTILIA.

Reptiles permien à vertèbres temnospondyles, avec membres du type terrestre.

GADOW réunit sous ce nom un certain nombre de formes du Permien rattachées aux Stégocéphales, mais qui s'en distinguent par leurs vertèbres gastrocentriques (voy. p. 177). Leur crâne formé d'os à surface rugueuse et avec une voûte temporale complète rappelle les Stégocéphales, mais leur squelette axial est nettement reptilien. Ce sont probablement des formes de transition entre les Amphibiens et les Reptiles. Les Proreptilia ainsi définis n'ont rien de commun avec les Proreptilia de HAECKEL, purs êtres de raison.

Deux genres : *Eryops*, grands animaux du Permien du Texas. Crâne aplati long de 0 m. 40 à 0 m. 60, avec surface rugueuse, mais pas de canaux muqueux, dents petites et pointues, membres du type pentadactyle mais avec le second doigt manquant. Queue courte terminée par un coccyx.

Cricotus. Animal appartenant à la même formation géologique que le précédent, long de trois mètres environ. Crâne allongé, avec petites dents acuminées, trou pariétal. Membres courts, queue assez longue. Probablement adapté à la vie aquatique.

SOUS-CLASSE II. — PROSAURIA.

Reptiles pour la plupart éteints. Colonne vertébrale avec chorde plus ou moins persistante. Paraissent former la souche des autres Reptiles (voy. Tab. VI).

On réunit dans cette sous-classe deux ordres assez disparates, celui des Microsauri et celui des Prosauri.

ORDRE I. — Microsauri.

Reptiles paléozoïques, crâne stégocéphale, vertèbres lépospondyles, membres pentadactyles, armure dermique dorsale et ventrale.

Ce sont de petits animaux lacertiformes du Carbonifère et du Permien, qui ont été longtemps réunis aux Stégocéphales. GADOW les en sépare à cause de leurs os en chevrons à la queue, de la large suture existant entre l'arc neural et le corps de leurs vertèbres, de leurs deux vertèbres sacrées, de leurs côtes bifurquées, toujours articulées avec les centres, et de la possession de cinq doigts ou orteils, caractères qui les unissent tous aux Reptiles. D'autre part, comme leur crâne et leurs vertèbres amphiocèles à chorde persistante les relient très nettement aux Stégocéphales, les Microsauri sont bien un groupe mixte ou un type collectif, à caractères d'Amphibiens et de Reptiles. *Hylonomus* (Houiller), *Seeleyia*, *Melanerpeton* (Permien).

ORDRE II. — **Prosauri.**

Crâne avec deux arcs temporaux et deux fosses temporales. Vertèbres amphicoèles; deux sacrées. Côtes à une seule tête. Côtes ventrales. Ceinture pectorale sans doute avec sternum.

Ce groupe est composé de formes à caractères embryonnaires ou mixtes et paraît fournir la souche des types plus spécialisés. Il se divise en deux sous-ordres : les *Protorosauri* et les *Rhynchocephali*.

1. Les **Protorosauri** dont le type est donné par le genre *Protorosaurus* (πρωτος, premier, ωρα, saison, jet), sont les plus anciens Prosauriens (Permien); ce sont des animaux lacertiformes avec des vertèbres amphicoèles, un épisternum rhombique en avant, longuement pédonculé en arrière et des côtes ventrales formées par de petits osselets qui semblent provenir de l'armure ventrale des *Microsauri* enfoncée sous le derme. Dents thécodontes (implantées dans des alvéoles) ou acrodontes (soudées à l'os par leur base). *Protorosaurus* avait environ 1 m. 50 de longueur, les pattes antérieures plus courtes que les postérieures (Permien); *Palæohatteria* (Permien) ressemblait beaucoup au genre actuel *Hatteria* ou *Sphenodon*; *Saurosternon* date de la formation de Karroo, *Telerpeton* du Trias.

2. **Rhynchocephali**. Pattes marcheuses, dents acrodontes. Forment le second ordre dérivé sans doute de *Palæohatteria* et qui montre dans son évolution une série de formes successives. Comprennent deux familles.

1^o *Rhynchosauridæ* (Trias). Caractérisés par l'extrémité de leur museau recourbée en dessous et dépourvue de dents comme l'extrémité de la mâchoire inférieure, *Rhynchosaurus*, *Hyperodapedon* à corps long de deux mètres environ.

2^o *Sphenodontidæ*. Représentés dans le Jurassique par divers genres; *Homæosaurus*, animal lacertiforme, long de 0 m. 15 à 0 m. 20, ressemblant tout à fait au *Sphenodon* actuel, *Sapheosaurus*, *Sauranodon*, semblables au précédent mais de plus grande taille et manquant comme lui d'apophyses uncinées aux côtes. *Pleurosaurus* serpentiforme, long de 1 m. 50, à membres courts et à queue formant les deux tiers de l'animal. Enfin rentre dans ce groupe le *Sphenodon* actuel (*S. punctatum*), seul représentant des *Rhynchocephali* et qui offre encore de nombreux caractères primitifs, tels que vertèbres amphicoèles, intercentres, persistance du cartilage dans la ceinture scapulaire qui n'est que partiellement ossifiée, humérus porteur de deux trous (entépicondylien et ectépicondylien), présence de onze carpalia dont deux centraux, caractères du tarse reproduits par l'embryon des Lézards actuels.

Tous ces caractères donnent aux *Rhynchocephali* une position centrale parmi les Reptiles, comme leur crâne à deux arcades temporales et leur os carré solidement fixé. Le *Palæohatteria* est la forme la plus généralisée d'où dérivent, d'une part les *Rhynchosauridæ* comme une branche spécialisée, et d'autre part les *Sphenodontidæ* du Jurassique qui passent au *Sphenodon* actuel aussi appelé *Hatteria*.

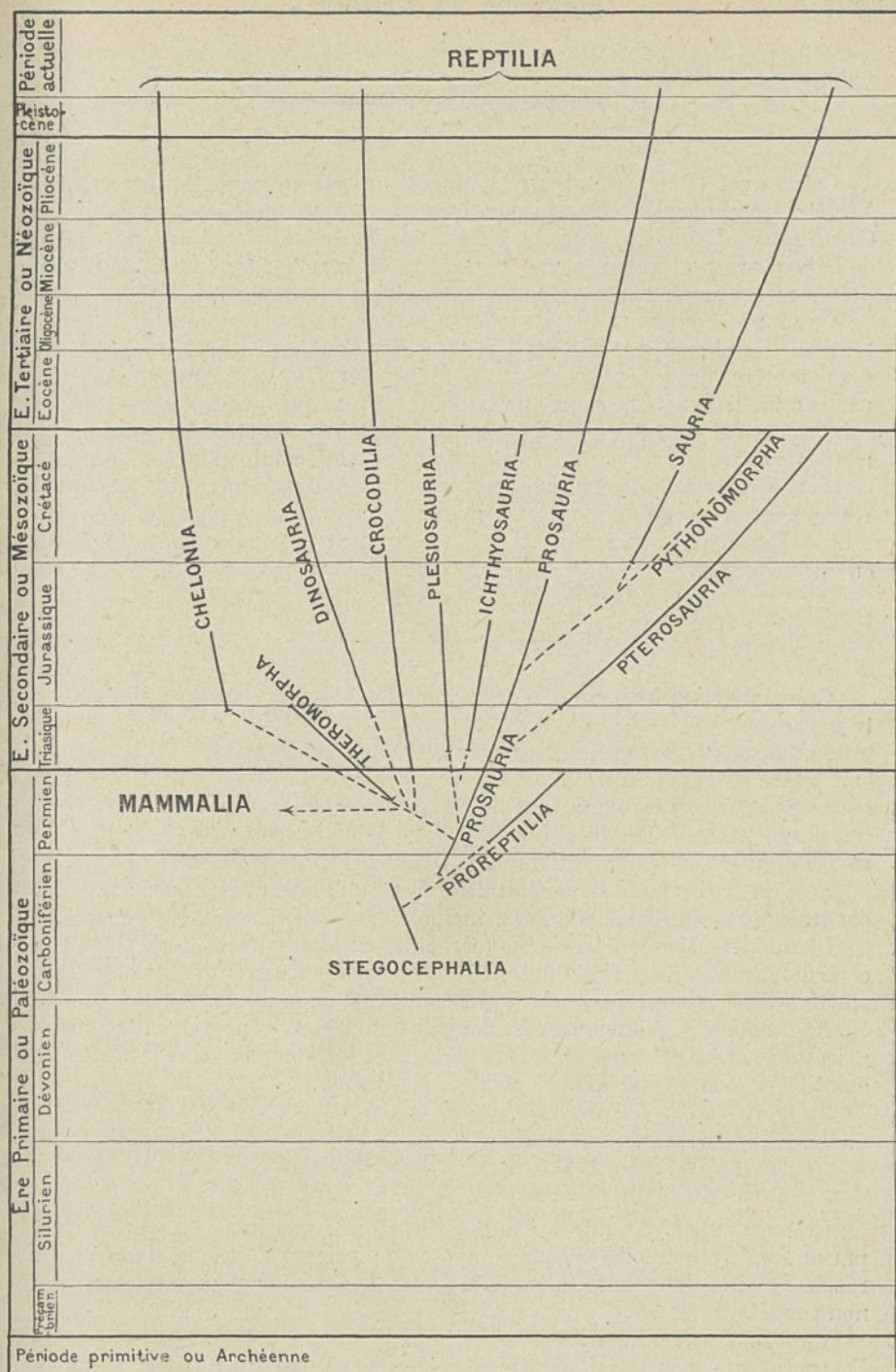


TABLEAU VI. — Classe des Reptiles.

SOUS CLASSE III. — THEROMORPHA.

Crâne avec trou pariétal. Arc temporal unique, os carré solidement fixé. Vertèbres amphicoèles, côtes à deux têtes, sacrum composé de deux à six vertèbres souvent soudées, pubis et ischion fusionnés en un seul os innominé. Os de la ceinture pectorale également soudés, humérus avec trou entépicondylien, pattes marcheuses, dents thécodontes parfois absentes.

Ce groupe comprend des Reptiles, à la fois très anciens puisqu'ils remontent au Permien, et cependant déjà très différenciés, car certains présentent des caractères qui les rapprochent des Mammifères, et la plupart ne rampaient pas comme les Lézards, mais élevaient plus ou moins leur corps au-dessus du sol. Cependant leur âge géologique, leurs vertèbres amphicoèles, parfois avec restes de chorde, le crâne à voûte continue comme celui des Stégocéphales de certains d'entre eux en font un type primitif à peu près au même titre que les Rhynchocephali, et d'où d'autres formes ont pu sortir. Les plus anciens remontent au Permien, les plus récents au Trias qu'ils ne dépassent pas. Se divisent en quatre ordres.

ORDRE I. — **Pareiasauri.**

Crâne pourvu d'une voûte osseuse complète comme chez les Stégocéphales, trou pariétal.

Pareiasaurus (formation de Karroo), *P. bairdi*, animal lourd et massif porté sur quatre pattes robustes, haut de un mètre environ, long de trois, y compris sa queue courte. Les dents maxillaires, aplaties latéralement et dentelées sur leurs bords, assez semblables à celles d'*Iguanodon* et souvent usées à leur sommet, indiquent un régime herbivore. Dents palatines et vomériennes petites, alignées en séries. Condyle occipital formant une tête unique, mais constituée par trois parties, le basi-occipital principalement et les occipitaux latéraux.

L'omoplate possède une épine (caractère de Mammifère); coracoïde et pré-coracoïde soudés à ceux de l'autre côté, interclavicule en T et clavicules. Deux ou trois vertèbres sacrées. Pattes plantigrades à cinq doigts.

Elginia (Trias inférieur). Crâne long de 0 m. 20 environ, pourvu de plusieurs paires de saillies osseuses en forme de cornes, les plus longues formées par les épitiques; dents semblables à celles d'*Iguanodon*.

ORDRE II. — **Theriodontia.**

Crâne n'ayant pas une voûte complète mais une fosse temporale limitée par un fort arc temporal unique composé de plusieurs os. Dents alvéolées différenciées en incisives, canines, molaires. Sacrum formé de deux à trois vertèbres non soudées.

Cynognathus, animal de grande taille (le crâne a 0 m. 60), présentant l'aspect d'un carnassier redoutable. De chaque côté des mâchoires, quatre incisives, une longue canine saillante, neuf molaires. Ces dents gardent cependant

des caractères de dents reptiliennes. Elles n'ont qu'une seule racine et les couronnes des molaires une seule pointe; on les appelle pseudo-incisives, pseudo-canines, pseudo-molaires. Elles ne sont pas remplacées. Omoplate munie d'une crête et soudée avec le coracoïde et l'épicoracoïde. Condyle occipital d'abord réniforme à concavité dorsale (*C. platiceps*), puis se transformant en deux condyles latéraux distincts, comme chez les Mammifères, par disparition de sa partie médiane dérivée du basi-occipital (*C. Berryi*).

Appartiennent à cet ordre de nombreux genres : *Aelurosaurus*, *Lycosaurus*, *Galesaurus*, se rapprochant de *Cynognathus*; *Gomphognathus* dont la mâchoire inférieure rappelle celle des Marsupiaux, sauf sa composition en plusieurs pièces; *Tritylodon* souvent regardé comme un Mammifère et dont les molaires multituberculées ont peut-être deux racines, ce qui est un fait unique parmi les Reptiles. Tous ces genres sont du Trias (Karoo); il y avait déjà des Thériodontes dans le Permien (*Deuterosaurus*, *Brithopus*, *Diadectes*, *Stereorachis*).

ORDRE III. — Anomodontia.

Crâne avec fosse temporale supérieure et un seul arc temporal. Dents limitées à une paire de longues canines supérieures à croissance continue, parfois manquantes. Les bords des maxillaires supérieurs et inférieurs dépourvus de dents, probablement protégés par un bec corné. Sacrum composé de cinq à six vertèbres soudées.

Dicynodon, animal de grande taille à crâne solide ayant les dimensions de celui d'un Lion. Condyle occipital triple, c'est-à-dire formé par des pièces séparées venues du basi-occipital et des occipitaux latéraux. Bassin attaché à quatre ou cinq vertèbres sacrées, l'insertion des iliaques sur le sacrum étant précétabulaire comme chez les Mammifères et contrairement aux Reptiles. Membres plantigrades pentadactyles.

Le genre *Oudenodon* fondé sur des crânes manquant de dents représente peut-être simplement des individus femelles; *Gordonia*.

Ces genres existent dans le Trias et dans la formation du Panchet intermédiaire au Trias et au Permien.

ORDRE IV. — Placodontia.

Crâne avec fosse temporale supérieure et un seul arc temporal large. Deux ou trois dents en ciseaux sur l'intermaxillaire, trois à cinq molaires arrondies sur les maxillaires supérieurs, d'autres aplaties en pavé sur la partie postérieure de la mandibule et sur le palais. Sans doute conchylivores. Marins. *Placodus*, crâne long d'un pied (Trias).

Les Théromorphes présentent à la fois des caractères d'Amphibiens, de Reptiles et de Mammifères. D'Amphibiens par le crâne des *Pareiasauri*, si voisin de celui des Stégocéphales; de Reptiles par leur os carré seul support de la mandibule, leur trou pariétal, la présence de pré- et de post-frontaux, d'un supratemporal, d'un quadratojugal et quelquefois d'un postorbital, enfin par leur mandibule composée de plusieurs pièces; de Mammifères par leur denti-

tion, leur arc zygomatique unique, leur bassin avec os innommé, leur omoplate pourvue d'une épine et parfois leur double condyle occipital.

On a voulu en faire les ancêtres des Mammifères, mais aucun de ceux que l'on connaît ne peut être considéré comme un ancêtre direct de ces derniers, qui, d'ailleurs, existaient déjà en même temps qu'eux bien que très pauvrement représentés. Il faudrait donc remonter à des Théromorphes plus anciens pour trouver la forme originelle des Mammifères. Ils ont peut-être engendré les Dinosauria.

SOUS-CLASSE IV. — PLESIOSAURIA.

Crâne petit avec trou pariétal, fosse temporale unique (supérieure) grande, un seul arc temporal. Os carré solidement uni au crâne, vertèbres platycoèles, côtes thoraciques très fortes, côtes ventrales. Ceintures pectorale et pelvienne bien développées, une ou deux vertèbres sacrées.

Ce groupe comprend de nombreuses espèces qui, partant de formes lacer-

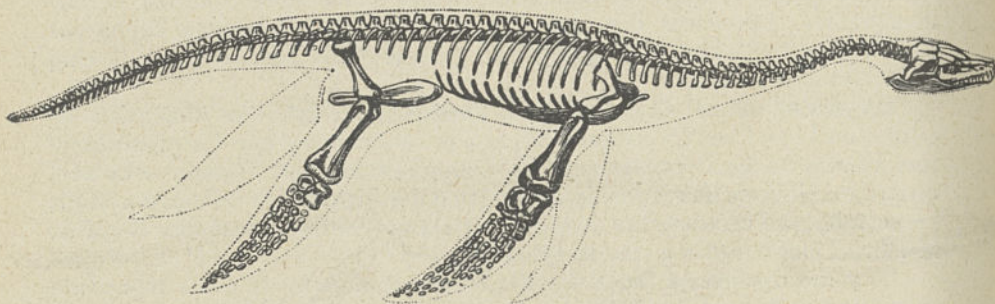


FIG. 295. — *Plesiosaurus macrocephalus*, restauré d'après OWEN (emprunté à ZITTEL)

tiennes marcheuses très voisines des Rhynchocephali, aboutissent à un type nageur très spécialisé dont l'aspect rappelle celui d'un Cygne à cause du cou très long, ou encore le corps d'une Tortue traversé par un Serpent. Deux sous-ordres.

1. Nothosauri. — Membres construits sur le type des animaux terrestres, cinq doigts avec le nombre de phalanges ordinaire n'excédant pas cinq. Os des membres longs et creux, trou entépicondylien à l'humérus. Deux familles

A. Mesosauridæ. — *Mesosaurus* (Trias, Karroo), long d'un pied, cou assez court (dix vertèbres), relie les Plesiosauria aux Prosauria.

B. Nothosauridæ. — Cou plus long (16-21 vertèbres), trois à cinq vertèbres sacrées non soudées en un sacrum.

Nothosaurus (νοθος, bâtard), long de trois mètres. Trias. *Lariosaurus* (Trias sup.), long de 0 m. 50 à 1 mètre, cou assez court, queue longue, membres avec zeugopodes bien développés mais cependant propres à la natation.

2. *Plesiosauroi*. — Membres transformés en nageoires; hyperphalangie sans augmentation du nombre des doigts, zeugopodes très courts. Cou très long, vertèbres sacrées réduites à une ou deux, non soudées. Ceintures pectorale et pelvienne élargies du côté ventral et formant avec les côtes ventrales un fort squelette ventral. Trois familles.

A. *Pliosauridæ*. — Cou avec environ vingt cervicales. *Pliosaurus* (Oolithe sup.), long d'environ dix mètres.

B. *Plesiosauridæ*. — Cou très long, 28-40 vertèbres. *Plesiosaurus* (Lias inf.), cinq mètres de long.

C. *Elasmosauridæ*. — Cou extrêmement long (jusqu'à soixante-deux vertèbres). *Cimoliasaurus* (Oolithe moyenne à Crétacé sup.), *Elasmosaurus* (Crétacé sup.) long de quinze mètres, le cou seul ayant sept mètres.

SOUS-CLASSE V. — ICHTHYOSAURIA.

Reptiles marins. Crâne allongé à museau de Dauphin, trou pariétal, orbites très grandes, fosse temporale supérieure, un seul arc temporal, carré solidement fixé au crâne. Dents coniques implantées dans une gouttière. Vertèbres amphiocèles.

Cou très court, tronc assez développé muni d'une nageoire dorsale purement cutanée et d'une queue assez longue avec repli de peau vertical formant une nageoire analogue à celle des Cétacés mais perpendiculaire à cette dernière.

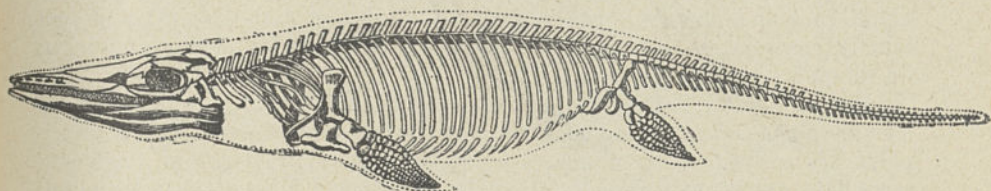


FIG. 296. — *Ichthyosaurus communis*, restauré d'après OWEN (emprunté à ZITTEL).

Ceinture pectorale puissante avec grands coracoïdes réunis sur la ligne médiane, pas de sternum. Ceinture pelvienne réduite, l'ilion ne s'attachant pas à la colonne vertébrale mais restant libre dans les chairs, pas de sacrum. Quatre membres en forme de nageoires (les postérieurs plus petits), terminés par une rame élargie due à l'hyperphalangie (30 phalanges) et au dédoublement d'un ou de deux doigts donnant naissance à six rangées de phalanges ou davantage. On peut suivre le développement graduel de ces membres dans le sens d'une nageoire. Carnassiers, vivaient comme les Dauphins actuels de Poissons et de Céphalopodes dont on trouve les débris dans leurs coprolithes. Vivipares. Du Trias au Crétacé supérieur. Un seul ordre.

ORDRE I. — Ichthyosauri.

Le genre le plus ancien, *Mixosaurus* (Trias), présente des caractères qui le rapprochent des animaux terrestres. Ses membres ont encore des zeugopodes

allongés, séparés l'un de l'autre par un intervalle. Il se rapproche de *Lariosaurus* et de *Mesosaurus* et par eux des *Prosauria*.

Le genre *Ichthyosaurus* (du Lias au Crétacé), a des zeugopodes beaucoup plus courts et qui se touchent directement. Il y a des *Ichthyosaures* à cinq doigts (nombre normal pour les Reptiles), d'autres à six ou davantage. Les petites espèces mesuraient environ un mètre, les plus grandes de cinq mètres (*I. longirostris*) à douze ou quinze mètres (*I. trigonodon*.)

Le genre *Ophthalmosaurus* (de l'Oolithe supérieure au Crétacé) a des zeugopodes encore plus réduits ressemblant à des os du carpe; le pisiforme remonte jusqu'à toucher l'humérus et se place à côté des zeugopodes. C'est le dernier terme de la série des transformations des membres en nageoires. Dents très petites. *Baptanodon* du Jurassique supérieur, avec six doigts, n'avait plus de dents du tout.

SOUS-CLASSE VI. — DINOSAURIA

Grands Reptiles terrestres. Crâne avec deux fosses temporales et deux arcs temporaux, un trou préorbitaire, mais pas de trou pinéal. Dents limitées aux maxillaires, jamais palatines. Côtes à deux têtes, queue longue. Ischions réunis en une symphyse.

Ces Reptiles forment une sous-classe très importante renfermant des formes nombreuses et variées. Depuis le Trias jusqu'au Crétacé inclusivement, surtout florissants pendant le Jurassique. Tous sont des animaux terrestres habitant des lieux marécageux et pouvant par conséquent avoir des habitudes semi-aquatiques mais jamais véritablement aquatiques et dont les pattes ne sont jamais transformées en nageoires. Le corps est élevé par les membres au-dessus du sol qu'il ne touche pas.

Il y en avait d'herbivores et de carnivores. Les premiers, qui présentent les plus gigantesques animaux terrestres connus, offrent deux formes principales : les uns ont quatre membres à peu près égaux, plantigrades, ongulés et rappellent les Pachydermes (*Sauropoda*, *Stegosauri*, *Ceratopsia*); les autres ont les membres antérieurs beaucoup plus courts que les postérieurs qui servent seuls à la marche, ils ont l'allure des Kangaroos et possèdent comme eux une queue puissante (*Ornithopoda*).

Les Dinosauriens carnivores ont aussi une tendance à prendre l'allure bipède à cause de la petitesse de leurs membres antérieurs (*Theropoda*).

La plupart d'entre eux ont les os de la colonne vertébrale creusés de cavités remplies d'air pendant la vie, et cette pneumatécité s'étend aussi aux os des membres chez les *Ornithopodes*. HAECKEL pense que cette disposition témoigne de la possession d'un cœur à quatre cavités et de sang chaud, parce que la pneumatécité n'atteint tout son effet utile qu'autant que l'air enfermé dans les cavités osseuses perd de son poids par suite de la chaleur du corps. Il est probable que les Dinosauriens étaient vivipares. Ils se divisent en quatre ordres.

ORDRE I. — *Sauropoda*.

Dents sur toute la longueur des mâchoires. Vertèbres cervicales et premières dorsales opisthocœles, les autres amphotécœles ou platytécœles, vertèbres

moyennes du tronc pneumatisées mais os longs des membres pleins. Pubis simples dirigés en avant, unis par une symphyse cartilagineuse.

Ce sont les moins spécialisés des Dinosauriens, mais non les plus anciens. Herbivores; membres antérieurs et postérieurs de longueur peu différente (marche quadrupède). Pieds plantigrades à cinq doigts munis de sabots. Ils renferment les plus gigantesques des animaux terrestres. De l'Oolithe inférieure au Crétacé moyen.

Plusieurs familles parmi lesquelles nous citerons les genres *Cetiosaurus* (Jur. moy.), 12 mètres de longueur, 3 mètres de hauteur. *Brontosaurus* (Jur. sup.), 3 mètres de hauteur, 15 mètres de longueur. *Atlantosaurus* (Jur. sup.), 40 mètres de longueur, sacrum formé de cinq vertèbres soudées et long de 1 m. 27. *Morosaurus* (Jur. sup.). *Diplodocus* (Jur. sup.).

ORDRE II. — Theropoda.

Dents aiguës ou en poignard, sur toute la longueur des mâchoires. Vertèbres opisthocœles et amphotocœles, creuses ou non, os longs pneumatisés. Pubis simples dirigés en avant avec symphyse. Carnivores.

Renferment des espèces avec pattes plantigrades à cinq doigts (*Anchisaurus*, *Zanclodon*), ou digitigrades avec trois ou quatre doigts, les membres antérieurs beaucoup plus courts que les postérieurs (marche bipède) *Ceratosaurus*. De la taille d'un Chat (*Compsognathus*) à celle d'un Éléphant (*Megalosaurus*).

Les Théropodes se rencontrent dès le Trias, sont très abondants dans le Jurassique et se poursuivent jusque dans le Crétacé supérieur. *Brontozoum* (Trias), empreintes de pieds tridactyles longues de 0 m. 35, espacées de 1 m. 40 à 2 mètres. *Anchisaurus* (Trias), *Zanclodon* (Trias supérieur). *Ceratosaurus* (Jur. sup.) a une corne osseuse sur le nez, *Compsognathus* (Jur. sup.), *Megalosaurus* (Jur. moy. à Crétacé sup.), *Cœlurus* (Jur. sup.), vertèbres caudales pneumatisées.

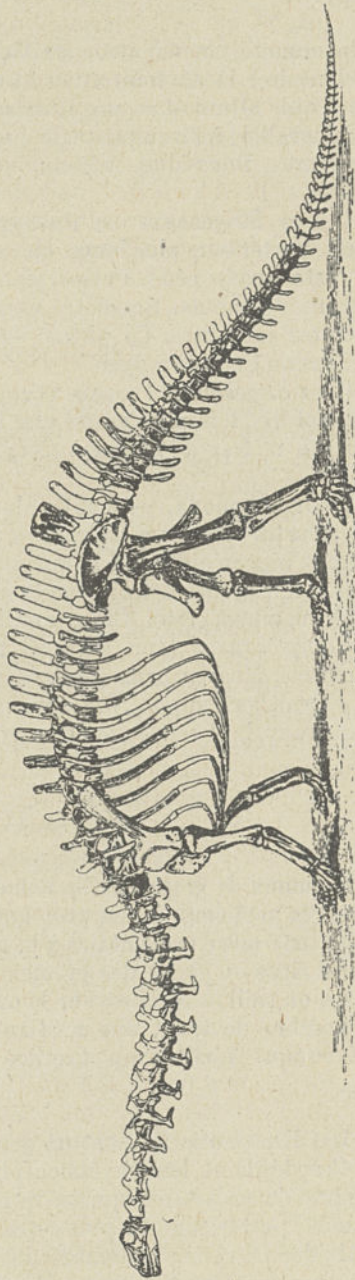


FIG. 297. — *Brontosaurus excelsus*, restauré d'après MARSH (emprunté à ZITTEL).

ORDRE III. — Orthopoda.

Intermaxillaire édenté, maxillaire inférieur avec un os symphysaire édenté (prédentaire). Dents foliiformes à bords antérieur et postérieur crénelés, à pointe usée. Pubis bifurqué en une courte apophyse dirigée en avant et un long post-pubis parallèle à l'ischion, mais aucune de ces branches ne forme de symphyse. Herbivores. Deux sous-ordres :

1. Les **Stegosauri** ou Pachypoda, pourvus de membres antérieurs très courts, postérieurs plus longs, élevant beaucoup la région sacrée dans la marche qui reste quadrupède. Pattes plantigrades avec toujours plus de trois doigts pourvus de sabots. Squelette dermique formé de plaques épaisses pourvues de crêtes saillantes. Os pleins, sacrum avec quatre, cinq vertèbres ou plus. Du Lias au Crétacé moyen.

Chez *Stegosaurus* l'espace occupé par le renflement sacré de la moelle épinière est dix fois plus grand que la cavité cérébrale. *Scelidosaurus* (Lias inférieur), 4 mètres de longueur. *Stegosaurus* (Jur. sup.), 10 mètres.

2. **Ornithopoda**. — Pas de plaques dermiques, pattes antérieures beaucoup plus courtes que les postérieures sur lesquelles l'animal se meut d'habitude (marche bipède aidée par la queue comme point d'appui). Membres postérieurs longs, digitigrades à trois doigts armés de griffes. Os de la colonne vertébrale et des membres creux. Cinq familles avec les genres typiques suivants :

Camptosaurus (Jur. sup.), 3 mètres. *Iguanodon* (Crétacé inf. wealdien), 10 mètres. *Hadrosaurus* (Crétacé sup.), mâchoires aplaties en bec de Canard ou d'Ornithorhynque. *Nanosaurus* (Jur. sup.). *Ornithomimus* (Crét. sup.), à pattes rappelant celles des Oiseaux.

ORDRE IV. — Ceratopsia.

Animaux de grande taille lourds et massifs, ayant l'allure d'un Rhinocéros, membres verticaux à peu près égaux. Pas de postpubis, prépubis avec symphyse, une pièce prédentaire à la mandibule, et, correspondant avec elle, un os rostral situé en avant des prémaxillaires et sans doute revêtu d'un bec corné. Crêtes ou saillies osseuses sur le crâne, sans doute recouvertes d'un étui corné; au nombre de trois, une médiane nasale, deux paires post-orbitaires chez *Triceratops*. Limités au Crétacé supérieur. *Triceratops* a sept mètres de long.

Les Dinosauria forment un groupe très distinct qui offre des affinités avec les Crocodilia et les Rhynchocephali. On a aussi signalé chez eux un grand nombre de caractères qui se retrouvent chez les Oiseaux, par exemple : la branche postérieure du pubis des Orthopodes que l'on comparait (à tort) au pubis des Oiseaux, le nombre des vertèbres sacrées qui peut s'élever jusqu'à dix chez certains (*Triceratops*) entraînant un allongement de l'ilion avec la formation de parties pré- et postacétabulaire, l'absence de symphyse pubienne (Orthopodes), la fusion de l'astragale avec le tibia (*Compsognathus*, *Ornitho-*

minus), la réduction du nombre des métatarsiens qui s'allongent beaucoup. Tous ces caractères ne sont que des phénomènes de convergence dus à la marche bipède; on n'en peut inférer aucune parenté immédiate avec les Oiseaux, car le membre antérieur n'a aucun caractère avien, et d'ailleurs les traits les plus aviens se trouvent seulement chez des Dinosauriens postérieurs aux premiers Oiseaux (GADOW).

Les premiers Dinosauriens (*Brontozoum*) étaient déjà très spécialisés (bipèdes). Ont-ils des rapports génétiques avec les Théromorphes? Les moins spécialisés et que l'on pourrait considérer comme formes initiales (Sauropodes) sont postérieurs aux plus spécialisés.

SOUS-CLASSE VII. — CROCODYLIA

Crâne sans trou pariétal, avec deux fosses temporales et deux arcs temporaux. Vertèbres amphicoles ou proceles. Côtes à deux têtes, côtes ventrales. Deux vertèbres sacrées, ceinture pectorale avec sternum, membres disposés pour la nage et pour la marche.

Animaux lacertiformes, mais différant profondément des Lézards par leurs os carré fixé, leurs ceintures scapulaire et pelvienne, leur fente cloacale longitudinale, leur pénis impair et leur squelette dermique puissant.

Groupe très ancien présentant dès le Lias des espèces à caractères très proches des actuelles, sauf certains traits de la colonne vertébrale qui montre un développement graduel de l'état amphicoele des vertèbres à l'état procele.

Ont été divisés en trois ordres : 1^o *Pseudosuchia* (σῶχος; Crocodile); 2^o *Parasuchia*; 3^o *Eusuchia*. Les deux premiers limités au Trias ne sont point de véritables Crocodiliens et n'ont avec ces derniers qu'une parenté collatérale. Les *Eusuchia* seuls sont de vrais Crocodiles.

ORDRE I. — *Pseudosuchia*.

Pas de fosses temporales latérales, *Aetosaurus* (Trias), *A. ferratus*, petits animaux en forme de Crocodiles dont les plus grands n'atteignent pas 1 mètre, tête très petite et pointue, corps couvert de plaques dermiques.

ORDRE II. — *Parasuchia*.

Vertèbres amphicoles ou platycoles. Cavité cotyloïde formée par la réunion de l'ilion, de l'ischion et du pubis.

Rappellent un peu les Crocodiles à long museau, mais se rapprochent des Dinosauria et des Rhynchocephali par différents caractères; ils sont une branche latérale des Crocodilia détachée avec les *Eusuchia* d'une forme fondamentale commune inconnue, les *Prosuchia*? paléozoïques.

Parasuchus (Trias), *Belodon* (Trias), animal semblable à un Gavial, long de 3 mètres, rapproché des Dinosauria.

ORDRE. III. — Eusuchia.

Vertèbres amphicoèles ou procoèles. Le pubis ne prend pas part à la formation de la cavité cotyloïde.

Les Eusuchia présentent, du Lias à nos jours, un grand nombre de formes ne

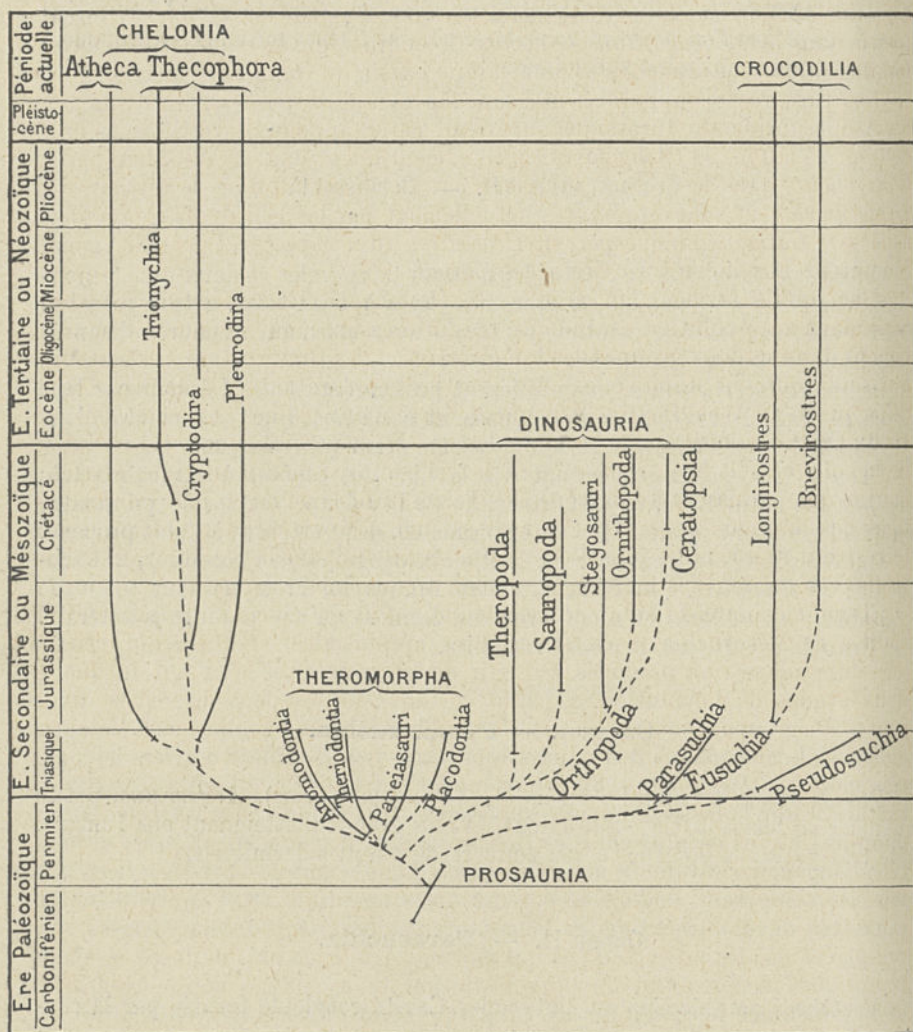


TABLEAU VII. — Sous-classes des Chéloniens, des Théromorphes, des Dinosauriens et des Crocodiliens.

différant pas profondément les unes des autres, par suite difficiles à bien classer. Ils se divisent en deux groupes naturels, celui des Longirostres à museau allongé, plus ancien, et celui des Brevirostres à museau court, de date plus récente.

Les Longirostres sont représentés dès le Lias par les Teleosauridæ, *Pelagosaurus* (Lias sup. Caen); *Teleosaurus* (Jurassique moyen de Caen), rapproché par CUVIER des Gavials (Gavial de Caen); *Crocodileimus* (Jur. sup.).

Les Teleosauridæ sont sans doute la souche des Gavials actuels, ils se continuent dans le Jurassique supérieur et le Crétacé par des espèces plus ou moins directement reliées avec ces derniers. *Metriorhynchus* (Jur. sup.); *Macrorhynchus* (Crét. inf.); *Thoracosaurus* (Crét. sup.), intermédiaire entre les genres *Gavialis* et *Tomistoma* actuellement vivants; *Tomistoma* vivant à Bornéo, fossile dans le Miocène; *Ramphosuchus*, Crocodilien gigantesque, 16-18 mètres, fossile du Pliocène; *Gavialis* vivant dans le bassin du Gange, 5-6 mètres.

Les Brévirostres apparaissent beaucoup plus tard que les précédents avec les Atoposauridæ du Jurassique supérieur, petits animaux lacertiformes longs de 0 m. 25 à 0 m. 50 (*Alligatorium*). Ils se continuent dans le Wealdien par les *Goniopholis*, dans le Crétacé supérieur par *Bernissartia*, dans le tertiaire par *Diplocynodon*, et sont représentés actuellement par les genres *Alligator* (deux espèces), *Caiman* (cinq espèces), *Crocodylus* (dix espèces). Ces trois genres remontent eux-mêmes au Crétacé supérieur.

Bien qu'ils forment un groupe très homogène, les Crocodilia montrent cependant une évolution ascendante très intéressante, qui se poursuit parallèlement dans les deux groupes des Longirostres et des Brévirostres. Les vertèbres qui sont toujours amphiœoles chez tous les représentants des anciens Crocodilia, jusqu'au Wealdien inclusivement, deviennent pleines et procœles à partir du Crétacé inférieur chez tous également. Il est possible que cette évolution de la colonne soit liée au passage de la vie exclusivement aquatique et même marine que paraissent avoir menée les Teleosauridæ (si l'on en juge par les vestiges des animaux dont ils se nourrissaient), à la vie semi-aquatique, semi-terrestre des Crocodiles plus récents, qui ont abandonné la mer et vivent dans les fleuves ou dans les marécages, venant fréquemment à terre.

Tenant compte de l'état de la colonne, on avait divisé autrefois les Crocodiles en Mesosuchia (ceux à vertèbres amphiœoles) et Eusuchia, ceux à vertèbres pleines ou procœles. On sait maintenant qu'il ne s'agit là que de deux stades de l'évolution générale portant sur les deux branches divergentes du groupe. D'autres caractères évoluent en même temps que la colonne; ainsi les choanes reculent du Jurassique à nos jours; situées derrière les palatins chez les Mesosuchia, elles deviennent intraptérygoïdiennes à partir du Crétacé. Enfin la fosse temporale supérieure, très grande chez les Téléosaures, diminue de plus en plus chez les Brévirostres et notamment chez les actuels. Ce changement est lié à une substitution des muscles ptérygoïliens aux muscles temporaux comme éleveurs de la mandibule. Les muscles temporaux très développés chez les Téléosaures et occupant une large fosse, sont remplacés par les ptérygoïdiens qui peuvent agir avec plus de force, en même temps que la longueur du museau se réduisant donne aux mâchoires la puissance et la résistance nécessaires aux Alligators et aux Crocodiles actuels qui saisissent des Oiseaux et des Mammifères aquatiques vivants, vigoureux, qui se défendent et doivent être maintenus solidement. Les Gavials, conservant mieux les habitudes ancestrales, avalent des Poissons entiers qu'il n'est pas besoin de maintenir et ils ont gardé leur long museau et leur muscle temporal bien développé avec large fosse temporale.

SOUS-CLASSE VIII. — CHELONIA

Crâne petit, sans trou pariétal, un seul arc temporal et une seule fosse temporale parfois recouverte (Chelonidæ) par un prolongement latéral du pariétal. Bouche édentée munie d'un bec. Tronc enveloppé dans une boîte osseuse, queue généralement courte. Les pattes sont dans la majorité marcheuses, terminées par des moignons épais, dans lesquels les doigts sont confondus sous la

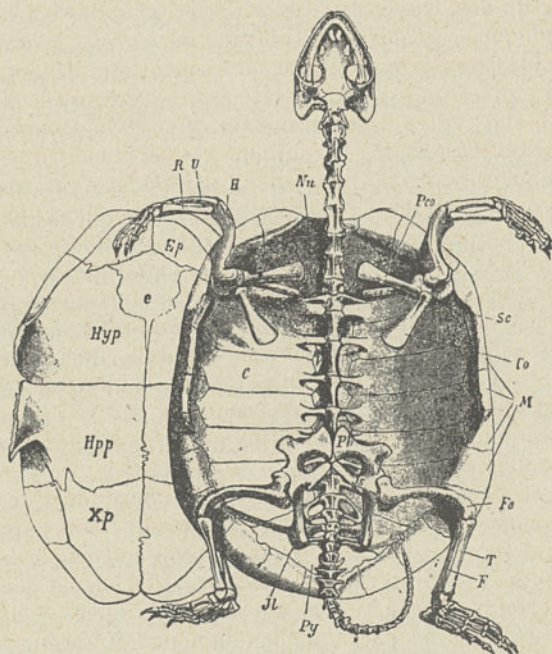


FIG. 298. — *Cistudo lutaria*. Squelette vu d'en dessous, le bouclier ventral enlevé, d'après ZITTEL. C., plaque costale; — Co., coracoïde; — e., entoplastron; — Ep., épiplastron; — F., péroné; — Fe., fémur; — H., humérus; — Hyp., hypoplastron; — Il., ilion; — Is., ischion; — M., plaques marginales; — Nu., plaque nuchale; — Pro., procoracoïde; — Pu., pubis; — Py., plaque pygale; — R., radius; — Sc., scapulum; — T., tibia; — U., ulna (cubitus); — Xp., xiphiplastron.

peau, les griffes seules faisant saillie. Elles restent ainsi même chez les Tortues d'eau douce qui ont seulement le pied un peu plus aplati.

Chez les Tortues marines (Chelonidæ) entièrement adaptées à la vie aquatique et qui ne viennent à terre que pour pondre, les pattes se transforment en longues nageoires aplaties, les plus antérieures étant de beaucoup les plus longues et servant à la progression de l'animal un peu de la même façon que les ailes des Oiseaux. Cette transformation est tout entière le résultat de l'allongement du métacarpe et des phalanges, le reste du membre conserve la disposition qu'il offre chez les autres Tortues. Les phalanges, longues, ne s'articulent

point entre elles, mais sont simplement unies par du tissu fibreux. Les ongles sont très réduits.

L'enveloppe osseuse du tronc comprend deux parties : une dorsale, la carapace; une ventrale, le plastron. La carapace est formée d'os dermiques soudés à des os du squelette interne et plus ou moins confondus avec eux. Ce sont premièrement les plaques *neurales*, au nombre moyen de huit, qui sont rangées sur la ligne médiane au-dessus des lames vertébrales avec lesquelles elles sont continues, et secondement les plaques *latérales* ou costales. Celles-ci naissent dans le derme et sont d'abord placées au-dessus des côtes, puis elles se soudent complètement à ces dernières qu'elles enveloppent et qui disparaissent dans leur épaisseur. Toutefois dans le cas où les plaques costales ne s'étendent pas sur toute la largeur du dos, les extrémités périphériques des côtes les dépassent. En dehors des plaques costales règne un rang de *marginales* qui établissent la liaison entre le plastron et la carapace, ou forment simplement la bordure de cette dernière. Le plastron est entier, c'est-à-dire continu (la plupart des Tortues) ou percé en son centre d'une grande ouverture, la *fontanelle* (Chelonidæ, Trionychiens, *Carettochelys*). Il est toujours exclusivement d'origine dermique et ne présente aucune portion appartenant au squelette interne. Il est comparable aux côtes ventrales des Crocodilia et des Rhynchocephali. Les plaques dermiques de la carapace sont couvertes, dans la plupart des cas, de lames cornées formant aussi des plaques disposées en mosaïque. Le nombre et la disposition des plaques cornées ne coïncident pas forcément avec ceux des plaques dermiques, il peut même y avoir de grandes différences.

Les ceintures scapulaire et pelvienne sont placées dans l'intérieur de la carapace, situation tout à fait spéciale qui ne s'acquiert qu'assez tard dans l'ontogénèse, et qui est due au recouvrement secondaire par les plaques costales antérieures et postérieures des deux ceintures placées d'abord, comme partout ailleurs, en dehors des côtes.

La ceinture thoracique comprend un scapulum muni d'un prolongement ventral que l'on considère souvent comme un procoracoïde, parce qu'il se comporte comme ce dernier; il y a un coracoïde qui s'unit sur la ligne médiane à celui du côté opposé. Pas de sternum. Le bassin est formé par deux, ou quelquefois par trois vertèbres sacrées, non soudées entre elles — mais souvent si bien fusionnées avec la carapace qu'elles deviennent presque indiscernables — par un pubis et un ischion qui forment chacun une symphyse ventrale.

La présence de la carapace entraîne des corrélations très nombreuses et qui ne peuvent être toutes envisagées ici; la principale est sans doute la disparition totale des muscles dorsaux du tronc, puis viennent la réduction du corps des vertèbres, ou mieux de tout le squelette axial dans l'étendue du test, réduction d'autant plus marquée que l'on a affaire à une espèce dont le test est plus complet et plus solide, assumant à lui seul toutes les fonctions de soutien (Tortues terrestres); enfin la migration de l'orifice cloacal en arrière de la ceinture pelvienne, sur la queue elle-même, comme cela se voit au plus haut degré chez *Trionyx*.

Les Tortues se divisent en deux ordres : 1^o Athecæ; 2^o Thecophora.

ORDRE I. — Athecæ.

Tortues adaptées à la vie marine, membre antérieur transformé en nageoire. Les *os dermiques* de la carapace, au lieu de former un petit nombre de grandes

plaques soudées au squelette interne, restent indépendantes de ce dernier et forment simplement dans l'épaisseur du derme une mosaïque de petites pièces polygonales très nombreuses, au-dessous desquelles le squelette reste libre et garde par suite une forme plus voisine de la forme générale de celui des Reptiles que si la confluence se produisait (caractère primitif). Ce groupe, qui comprend aujourd'hui une seule espèce (*Sphargis coriacea* ou *Dermatochelys*, énorme Tortue marine, pouvant peser près d'une tonne, paraît représenté dès le Trias supérieur par le genre *Psephoderma*. Ses relations avec les autres Tortues sont très discutées; pour les uns (DOLLO, COPE, BOULENGER) c'est un rameau tout à fait distinct des Chelonia, à opposer à tous les autres; pour BAUR, c'est simplement une Tortue marine très spécialisée.

ORDRE II. — Thecophora.

Les plaques dermiques de la carapace sont plus ou moins confondues avec le squelette axial. Cet ordre se divise en trois sous-ordres : 1° Cryptodira; 2° Pleurodira; 5° Tryonychoidea.

1. Cryptodira. — Tortues qui replient leur cou en S dans un plan vertical, de façon à cacher plus ou moins leur tête sous la carapace. Bassin non soudé à la carapace ni au plastron.

Ce groupe comprend plusieurs familles constituant la majorité des Chéloniens actuels avec 120 espèces environ et renferme : 1° des espèces aquatiques vivant dans des marais, se nourrissant de Mollusques, de Vers ou même de Poissons, *Chelydra*, *Emys*; 2° les Tortues terrestres à carapace très bombée (*Testudo*), dont quelques-unes atteignent une taille considérable (*T. elephantina*, au moins 1 m. 50 de longueur, pesant plus de 100 kilogs); 3° les Tortues marines de la famille des Chelonidae, adaptées à la natation, dont les unes sont herbivores (*Chelone mydas*), d'autres carnivores comme la Caouane, fréquente dans la Méditerranée (*Thalassochelys caretta*).

Les Tortues marines paraissent être dérivées des Tortues terrestres. Le groupe des Cryptodères peut être suivi jusque dans le Jurassique supérieur.

2. Pleurodira. — Le cou se replie latéralement sur un côté. Le bassin est soudé à la carapace et au plastron.

Ce groupe, qui paraît comprendre les Tortues les plus spécialisées (soudure du bassin à la carapace), est cependant très ancien et se montre dès le Trias supérieur avec le genre *Proganochelys*. Il semble former un rameau différencié très tôt et qui s'est développé parallèlement aux Cryptodira. Les Pleurodères sont confinés dans le monde austral et comprennent trois familles avec environ 45 espèces. Ce sont des Tortues de marais. Le genre *Carettochelys* de la Nouvelle-Guinée a aussi l'acropodium transformé en nageoires comme les Chelonidae et manque de plaques cornées comme *Sphargis* et les Trionychodea.

3. Trionychodea. — Groupe confondu par certains auteurs avec les Cryptodira, s'en distingue par sa peau molle, non revêtue de plaques cornées, et par la réduction du nombre des griffes à trois pour chaque pied (Trionyx). L'absence de plaques cornées, la diminution du squelette dermique dans la

carapace sont des caractères acquis secondairement. Les Trionychoidea se rencontrent dès le Crétacé supérieur, en grande abondance. Ils renferment aujourd'hui environ 35 espèces aquatiques vivant dans la vase.

Les Chelonia sont une forme très spécialisée des Reptiles dont on ne connaît point l'origine. Ils se montrent dès le Trias supérieur avec tous leurs caractères, et leur évolution dans l'intérieur du groupe est fort limitée. Sans doute les Tortues aquatiques, de rivages ou de marais, à pieds palmés comme les Emydes, sont les prédécesseurs des Tortues terrestres et des marines. On a fait quelquefois dériver les Chelonia des Anomodontia du Trias qui ont évidemment des mâchoires assez semblables aux leurs, mais ce sont des contemporains des Tortues, et HAECKEL lui-même n'indique qu'avec doute cette parenté, préférant imaginer un Prochelonia paléozoïque rattaché aux Prosauria. RÜTIMEYER a fait remarquer certains traits amphibiens des Tortues : brièveté de la colonne dorsale, absence de sternum, présence d'une cuirasse comme chez les Stégocéphales. On a aussi comparé leur scapulum avec prolongement ventral (procoracoïde?) à celui de certains Plesiosaurs (*Nothosaurus*). D'autre part les Plesiosaurs présentent, comme les Tortues, un tronc relativement court et presque enfermé dans une cuirasse formée par les côtes vraies du côté dorsal, par les puissantes ceintures et les côtes ventrales du côté ventral, mais ce n'est qu'une ressemblance peu profonde. Ces caractères divergents multiples indiquent suffisamment que les Tortues ne sauraient dériver d'aucune forme définie parmi celles que l'on connaît actuellement.

SOUS-CLASSE IX. — PTEROSAURIA

Crâne allongé en bec, denté ou non, avec orbites grandes, deux fosses temporales et deux arcs temporaux, carré solidement fixé. Pas de trou pariétal. Vertèbres cervicales et dorsales procœles, caudales amphicœles. Sternum

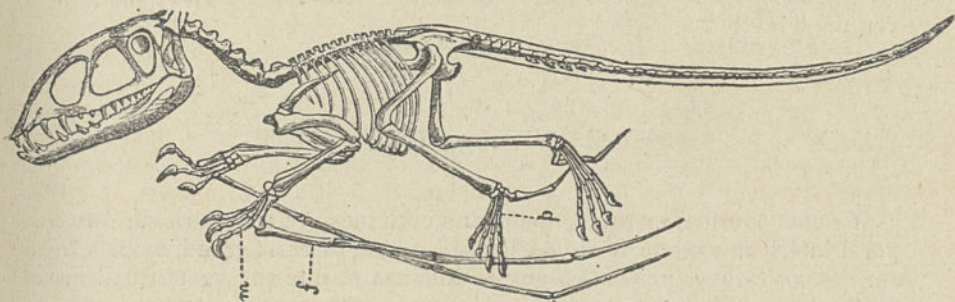


FIG. 299. — *Dimorphodon macronyx*, restauré d'après OWEN (emprunté à ZITTEL).

large, en écusson, omoplate et coracoïde rappelant ceux des Oiseaux, mais pas de clavicules. Le bassin rappelle à la fois celui des Crocodilia, en ce que l'ischion exclut le pubis de l'acétabulum, et celui des Dinosauria par la longueur de l'ilion et le nombre des vertèbres sacrées (3 à 5) dont les trois premières sont

soudées entre elles. Vertèbres et os longs des membres pneumatisés. Animaux à sang chaud? (SEELEY, HAECKEL).

Les Ptérosauriens sont des Reptiles volants, rappelant comme forme générale les Chiroptères. De la taille d'un Moineau à celle d'un grand Aigle ou même plus grands encore. L'aile est formée par un repli membraneux qui s'étend entre la jambe, les flancs et le membre antérieur, dont le cinquième doigt seul, contrairement à ce qui se passe chez les Chiroptères, se prolonge sur une grande longueur et soutient la membrane alaire. Membre postérieur du type reptilien, mais péroné réduit comme chez les Oiseaux. Le cerveau, d'après son empreinte observée chez *Scaphognathus*, offre des caractères aviens : hémisphères bien développés qui touchent le cervelet volumineux, tandis que les lobes optiques sont rejetés latéralement. Les relations phylogénétiques des Ptérosauriens sont absolument inconnues, leurs traits aviens sont dus à la convergence. Ils apparaissent prêts pour le vol dans le Lias inférieur et atteignent leur maximum, en même temps que leur déclin, au Crétacé. Leur crâne les rapproche un peu des Rhynchocéphales, leur bassin des Crocodiliens.

Un seul ordre divisé en deux sous-ordres : 1° Pterodactyli; 2° Pteranodontes.

ORDRE I. — Pterosauri.

1. Pterodactyli. — Dents aux deux mâchoires.

Les uns avec longue queue mince, *Dimorphodon* (Lias inf.), long d'environ 1 mètre dont 0 m. 60 pour la queue; *Rhamphorhynchus*, *R. longicaudatus* (Oolithe supérieure); *Ornithocheirus* (du Crét. inf.), de très grande taille, *O. giganteus*, envergure 5 mètres.

Les autres avec queue courte, *Pterodactylus*, *P. longirostris* (Oolithe sup.), long d'environ 0 m. 30, *P. spectabilis*, tout petit, comme un Moineau, avec envergure 0 m. 25, *P. giganteus*, envergure 1 m. 60.

2. Pteranodontes. — Dépourvus de dents.

Pteranodon, *P. longiceps* (Crétacé sup.), le crâne seul mesure 0 m. 80, l'envergure 6 mètres.

SOUS-CLASSE X. — PYTHONOMORPHA.

Grands Sauriens marins serpentiformes. Crâne avec trou pariétal, l'arc temporal inférieur manque, le supérieur seul existe, os carré grand, mobile. Dents sur des socles osseux, soudées aux maxillaires et aux ptérygoidiens. Ceinture pectorale avec longs coracoïdes unis entre eux et avec le sternum, ceinture pelvienne moins développée, ilion grêle ne s'unissant pas à la colonne vertébrale, pubis et ischions étroits avec symphyse, quatre membres en forme de nageoires avec stylopoies et zeugopodes courts, mais le nombre des phalanges n'est pas augmenté et reste le même que chez les Reptiles typiques. Vraisemblablement détachés du tronc des Sauriens, ils constituent deux ordres.

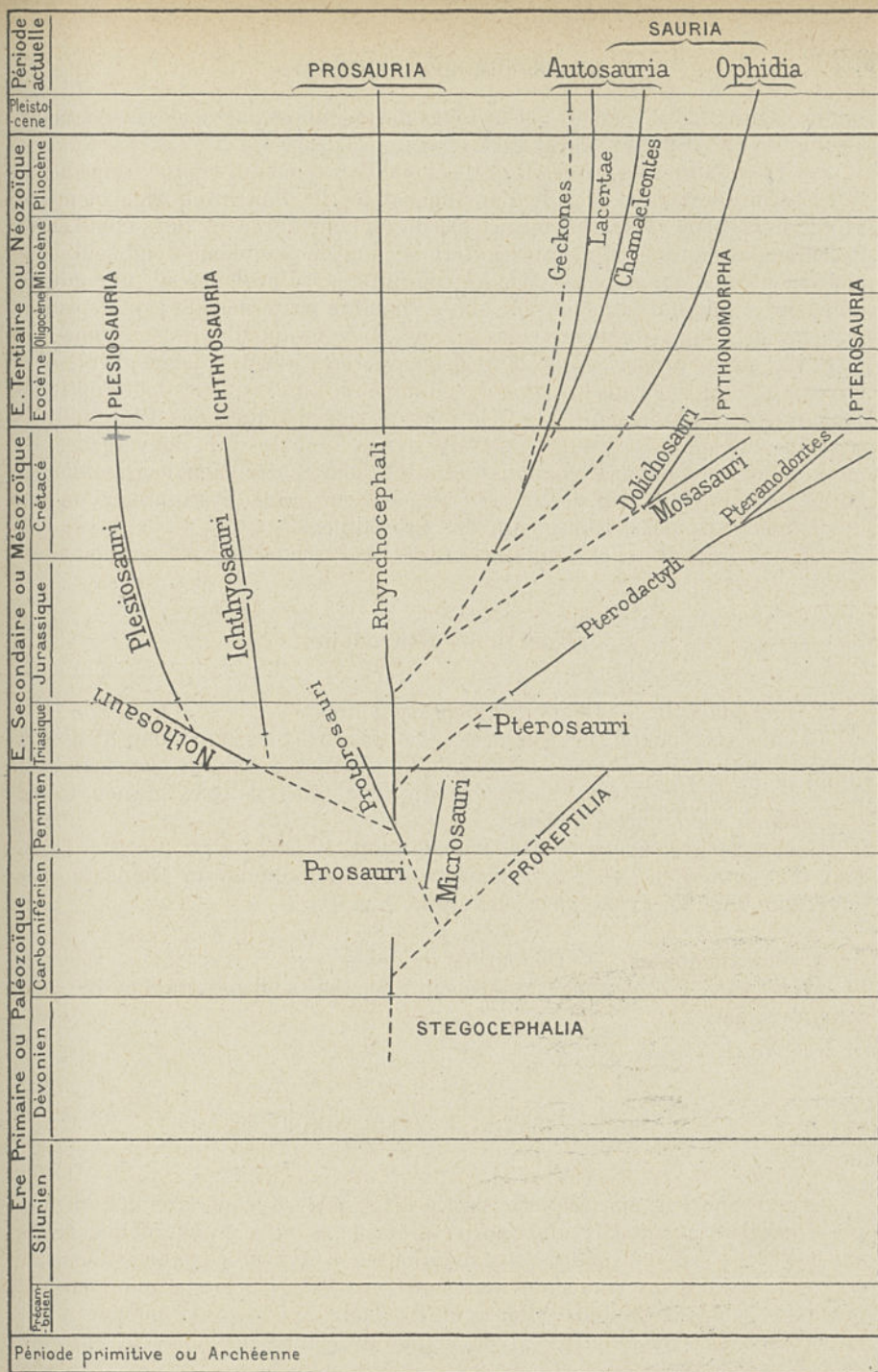


TABLEAU VIII. — Sous-classes des Plésiosauriens (1), des Ichthyosauriens, des Prosauriens, des Sauriens, des Pythonomorphes et des Ptérosauriens.

(1) Par erreur du dessinateur le trait indiquant le phylum des Plésiosauriens a été légèrement prolongé dans l'Eocène. Il doit s'arrêter à la limite supérieure du Crétacé, comme cela est d'ailleurs indiqué dans le tableau VI.

ORDRE I. — **Dolichosauri.**

Corps très allongé serpentiforme avec cou long. Tête petite, mandibules soudées entre elles à la symphyse, deux vertèbres sacrées non soudées, ceintures bien développées, membres en forme de nageoires, plus rapprochés cependant de ceux des Lézards que des Mosasaures.

Les Dolichosauri ont été souvent réunis aux Lézards. *Dolichosaurus*, Crétacé supérieur, cou long (17 cervicales), vertèbres avec zygapophyses présentant en outre une articulation des arcs neuraux par zygosphène et zygantrum comme chez les Serpents, deux sacrées, taille 1 mètre environ. *Acteosaurus*, extrémités antérieures plus courtes que les postérieures. *Plioplatecarpus* (Crét. sup.), présente un sacrum fait de deux vertèbres soudées, pas de zygosphène.

ORDRE II. — **Mosasauroi.**

Corps serpentiforme. Tête puissante, mandibules unies entre elles à la symphyse par un simple ligament élastique permettant leur écartement comme chez les Serpents. Pas de sacrum.

Animaux de grande taille remplaçant dans les mers du Crétacé supérieur les Ichthyosaures et les Plésiosaures en décroissance. *Mosasaurus*, crâne très voisin de celui des Monitors (CUVIER), *M. Camperi*, taille environ 7 mètres, pas de vertèbres sacrées, pas de zygosphènes, vertèbres caudales comprimées latéralement. *Hainosaurus*, 13 mètres de longueur. *Liodon*, *L. haumuriensis*, 30 mètres de longueur, zygosphènes absents. *Clidastes*, 20 mètres (zygosphènes), *C. tortor*, crâne long de 0 m. 71.

SOUS-CLASSE XI. — SAURIA.

Animaux lacertiformes ou serpentiformes. Jamais d'arc temporal inférieur, arc temporal supérieur variable. Dents acrodontes ou pleurodontes, vertèbres procœles (sauf Geckos). Peau couverte d'écailles cornées simples, rarement associées à des plaques dermiques. Orifice cloacal transversal, pénis double.

Cette sous-classe comprend des formes trop différentes pour comporter une définition plus précise. D'origine relativement récente (on n'en trouve pas au-dessous du Crétacé), elle a été très développée dans le Tertiaire, mais a encore actuellement un avenir, car ses représentants s'accroissent en nombre et en espèces, sinon en taille (Gadow).

Deux ordres.

ORDRE I. — **Autosauria ou Lacertilia.**

Crâne avec un trou pariétal, arc temporal supérieur grêle relié au pariétal par un post-frontal large. Les deux moitiés de la mandibule sont réunies par une suture, vertèbres procœles, sauf Geckos. La ceinture pectorale existe tou-

jours, membres pentadactyles souvent plus ou moins atrophiés, écussons cornés dans la peau. Dents acrodontes ou pleurodontes. Trois sous-ordres.

1. Geckones. — Vertèbres amphicœles, quatre membres pentadactyles; pleurodontes, se rapprochent de leurs ancêtres Prosauriens par l'état de la colonne vertébrale, mais ne sont pas reliés à eux par des fossiles connus. Insectivores. 270 espèces environ. *Phyllodactylus*, *Hemidactylus*, etc.

2. Lacertae. — Vertèbres procœles, membres présents ou plus ou moins atrophiés.

Ce sous-ordre comprend plus de douze cents espèces réparties en de nombreuses familles. Dans plusieurs de celles-ci on observe une régression des membres qui peut aller jusqu'à leur disparition complète. Mais cette régression ne porte pas sur toutes les espèces de la famille, ni même dans les genres sur toutes les espèces qui les composent. Principales familles :

Agamidæ. — Membres bien développés, formes très diverses, corps aplati; la plupart insectivores. *Agama*, corps aplati, queue longue, taille d'un grand Lézard ocellé. *Uromastix*, herbivore et frugivore.

Iguanidæ. — Formes variées. *Iguana*, vertèbres munies de zygosphènes et de zygantrum comme les Serpents; *I. tuberculata*, cinq à six pieds de long, herbivore; *Basiliscus*, arboricole, herbivore. *Amblyrhynchus*, vie semi-marine, se nourrit d'algues.

Anguidæ. — Plaques dermiques. Membres de condition très variable. Insectivores. *Gerrhonotus*, quatre membres bien développés. *Pseudopus*, une seule paire de membres (postérieurs) réduits à une petite pointe de chaque côté du cloaque. *Anguis* (Orvet), membres totalement absents.

Helodermatidæ. — Petite famille, citée seulement parce qu'elle présente des espèces venimeuses. *Heloderma horridum*, long de 0 m. 70 environ.

Varanidæ. — Les plus grands Lézards actuels, mangent même les petits Mammifères et Oiseaux qu'ils peuvent attraper. *Varanus* (Monitor), *V. niloticus*, long de 2 mètres environ.

Tejidæ. — Famille nombreuse, américaine. *Tupinambis*, 1 mètre de long. *Ameiva*.

Lacertidæ. — Insectivores. Membres bien développés. Environ cent espèces, *Lacerta*, *Psammodromus*, etc.

Scincidæ. — Nombreuse famille de Lacertiens habitant les sables dans lesquels ils plongent en quelque sorte, s'y mouvant très habilement. On observe dans cette famille tous les stades de régression des membres, depuis les membres pentadactyles complets jusqu'à leur absence totale. Dans le même genre on trouve des espèces à deux, trois, quatre et cinq doigts. Ces réductions n'indiquent pas des relations de parenté entre les espèces qui les présentent; elles ont été conquises indépendamment, ce sont des illustrations d'une évolution régressive convergente (GADOW). *Scincus*, quatre membres; *Chalcides* (= *Seps* = *Gongylus*), membres très courts à cinq doigts (*Ch. ocellatus*); à trois doigts (*Ch. tridactylus*); sans traces de doigts (*Ch. Guentheri*).

Amphisbænidæ. — Vermiformes, peau molle dépourvue d'écailles et formant des cercles ou des anneaux, yeux cachés. Animaux fouisseurs comme les Cécilies dont ils présentent certains traits (convergence), tels que peau molle annelée, queue très courte et anus subterminal, yeux plus ou moins ré-

duits cachés sous la peau. *Chirotés*, le seul Amphisbène avec membres (antérieurs) réduits. *Amphishæna*, pas de membres.

Se rapprochant par convergence des Amphisbènes, on trouve d'autres Sauriens fouisseurs ou menant une vie souterraine et qui paraissent se rattacher à différentes familles dont ils seraient des membres régressés; telles sont la famille des Aniellidæ dérivant d'*Anguis*; les familles des Anelyotropidæ et des Dibamidæ issues peut-être des Scinques.

3. Chamæleontes. — Corps comprimé latéralement. Grimpeurs, forment une branche spécialisée des Iguanes. Cinquante espèces.

Les Autosauria ne sont pas connus antérieurement au Crétacé inférieur. Le plus ancien débris qui s'y rapporte date de la limite entre le Jurassique et le Crétacé inférieur (*Macellodon*). Dans le Crétacé inférieur on connaît un Varan (*Hydrosaurus*), dans l'Éocène on trouve *Chamæleo*, *Iguanavus* et un Anguïdé (*Glyptosaurus*).

ORDRE II. — Ophidia.

Crâne sans trou pariétal, os carré lâchement attaché à la capsule crânienne. Les deux moitiés de la mandibule réunies par un ligament extensible. Vertèbres procœles avec zygosphènes et zygantrum. Pas de sacrum, pas de ceinture pectorale ni de sternum, pas de membres, sauf quelquefois trace des postérieurs et de la ceinture correspondante.

Les Ophidia forment une branche très spécialisée des Sauria, ils présentent un grand nombre de formes (plus de 1.800 espèces), distribuées en neuf familles (BOULENGER) sur lesquelles nous ne donnerons que quelques indications.

Les Boidæ offrent des vestiges du bassin et des membres postérieurs représentés par deux crochets placés à droite et à gauche du cloaque. Cette famille comprend de grands Serpents grimpeurs ou semi-aquatiques qui capturent de grosses proies. *Python*, *P. reticulatus* (10 mètres de longueur); *Boa*, *B. constrictor* (3 mètres, non venimeux).

Les deux familles des Typhlopidae et des Uropeltidae sont souvent réunies sous le nom de Scolecophidia à cause de leur nature de fouisseurs qui entraîne des corrélations multiples et une organisation imitant celle des Cécilies. Les Typhlopidae ont des vestiges de bassin réduit à un seul os de chaque côté, ces vestiges manquent entièrement chez les Uropeltidae.

À côté de ces deux familles se placent les Hyliisidae qui ont des vestiges de bassin et de membres postérieurs sous la forme de crochets juxta-cloacaux, puis les Glauconiidae qui offrent le bassin le moins réduit que l'on observe chez les Serpents récents et comprenant ilions, pubis, ischions, ces derniers réunis en une symphyse et des traces de fémur.

La grande famille des Colubridæ renferme les neuf dixièmes des Serpents actuels et se divise en trois sections : celle des Aglyphes (à dents sans sillons), non venimeux, très nombreux, comprend les Couleuvres de nos pays, *Tropidonotus*, *Coronella*, *Zamenis*; celle des Opisthoglyphes (sillon dentaire postérieur), non venimeux, relie les Couleuvres aux Vipères, *Coelopeltis*; celle des Protéroglyphes (sillon dentaire antérieur), très venimeux. Deux sous-familles : Elapinae *Elaps*, *Naja*; Hydrophinae ou Serpents de mer *Hydrophis*, *Enhydryna*.

Les Viperidæ ou Solénoglyphes à dents tubulaires, très venimeux, forment un groupe très nombreux, *Vipera*, *Crotalus*, etc.

Les Serpents ne présentent presque point d'espèces fossiles. Quelques vertèbres du Crétacé ont été rapportées tantôt à des Ophidiens, tantôt à des Dolichosauriens. A partir de l'Éocène on trouve des espèces qui rentrent dans les familles actuelles : *Palaeophis*, Éocène inf., *Palæopython*, Éocène supérieur, de la famille des Pythonidæ; *Boavus*, Éocène, *Coluber*, Miocène.

BIBLIOGRAPHIE

A.-M.-C. DUMÉRIL et G. BIBRON. *Erpétologie générale*, 9 volumes. Paris, 1834-1854. — C. K. HOFFMANN. *Reptilien* in Brown's Klassen und Ordnungen d. Thierreichs, Bd VI, 1879-1889. — C. ZITTEL. *Traité de Paléontologie*, T. III, 1893. — H. GADOW. *Amphibia and Reptiles*. Cambridge natural History, Vol. VIII, 1901. — A. DENDY. *Summary of the principal Results obtained in a Study of Develop. of Sphenodon*. *Proced. Roy. Soc.*, Vol. 63, 1898. — H. SCHAUINSLAND. *Weitere Beitr. zur Entw. d. Hatteria*. *Arch. f. mikros. Anatomie*, Bd LVII, 1900.

CHAPITRE V

OISEAUX

CLASSE V. — AVES (1)

Amniotes à sang chaud, couverts de plumes. Crâne globuleux en arrière, terminé en avant par un bec, denté ou non. Pas de trou pariétal, os carré légèrement mobile sur le crâne, un seul arc temporal (arc jugal). Condylé occipital unique. Membre antérieur transformé en aile (réduction du carpe et des doigts extrêmes, allongement du métacarpe et du second doigt). Bassin à ilion allongé avec parties pré- et postacétabulaire, sacrum étendu (marche bipède). Articulation intertarsienne.

Cette définition peut s'appliquer aussi à l'*Archæopteryx*, car il n'est pas douteux que le revêtement de plumes indique chez lui une température fixe.

La caractéristique des Oiseaux est évidemment d'être des animaux bons voiliers, car ceux mêmes qui sont incapables de voler tirent leur organisation d'ancêtres adaptés au vol.

Le vol exige des animaux à sang chaud, seuls capables des mouvements rapides et fréquemment répétés qu'il requiert. La fixité de la température du sang ne peut aussi s'obtenir qu'à l'aide de mouvements respiratoires fréquents et réguliers. Cette condition est réalisée chez les Oiseaux par diverses adaptations et en particulier par les sacs aériens qui jouent avant tout le rôle de ventilateurs pulmonaires, les poumons étant eux-mêmes peu mobiles. Aussi, bien que la présence de sacs aériens ait été signalée déjà chez des Reptiles anciens (Dinosauriens, Ptérodactyles) et parmi les actuels (Caméléons, Serpents, etc.), la systématisation de ces sacs est tout à fait caractéristique des Oiseaux. Rappelons aussi le rôle de ces sacs dans l'équilibration du corps.

Le second point capital dans le vol c'est la transformation du membre antérieur en aile, transformation qui l'exclut de toute fonction dans la marche

(1) Ce chapitre a été rédigé surtout d'après les données de GADOW in *Bronn's Klassen, Vögel*; mais comme la classification de cet auteur est adoptée par A. H. EVANS dans le volume de l'Histoire naturelle de Cambridge consacré aux Oiseaux, la règle indiquée à la note de la page 594, n'est pas transgressée.

sur le sol et conduit à l'adoption exclusive pour celle-ci du mode bipède. Cela entraîne naturellement l'allongement du bassin qui doit s'unir à une assez grande longueur de la colonne vertébrale, en avant et en arrière de l'acétabulum.

La longueur de la portion post-acétabulaire du bassin est liée à l'insertion des muscles postérieurs de la cuisse chargés de maintenir le poids de la colonne vertébrale préacétabulaire en l'absence de tout appui fourni à celle-ci par les membres antérieurs. De là le bassin si caractéristique des Oiseaux et le nombre de vertèbres sacrées toujours supérieur au plus grand nombre observé chez les autres Vertébrés (13 au minimum au lieu de 10 au maximum). La fusion des dernières vertèbres caudales en un pygostyle fournit aux rectrices et aux muscles moteurs de la queue le solide point d'attache qui leur est nécessaire. L'attache de l'humérus à l'épaule est portée aussi haut que possible. La colonne est elle-même toujours rigide dans toute sa portion dorsosacrée, par la fusion des vertèbres sacrées et par des fusions partielles, établies entre quelques-unes ou la plupart des vertèbres dorsales. Ainsi les points d'attache des viscères à la colonne gardent exactement leurs rapports et leurs distances réciproques, de même que le corps garde la même longueur lorsque l'Oiseau est soutenu dans l'air, de sorte qu'il n'y a point à craindre de déplacements du centre de gravité au cours du vol. Corrélativement les muscles dorsaux sont devenus faibles et très réduits. Enfin, si l'on ajoute que dans les hémisphères cérébraux les centres optiques, siège de la vision qui peut s'exercer de loin, se sont entièrement substitués (EPINGER) aux centres olfactifs à rayon d'action plus borné, on a un tableau raccourci des principales corrélations que présente l'organisme des Oiseaux.

Bien entendu l'*Archæopteryx* n'est pas compris dans ce tableau, ce n'était guère un animal bon voilier; les doigts de sa main, libres et armés de griffes, lui permettaient de s'accrocher à des branches ou à des saillies quelconques, comme le faisaient les Ptérodactyles. Mais il n'y avait point dans l'aile cette extrémité rigide, par soudure des métacarpiens, qui en forme la partie la plus puissante et la plus caractéristique. Enfin, les côtes grêles et minces éloignent tout à fait de l'idée d'un thorax d'Oiseau. D'autre part, sa longue queue emplumée n'est pas un indice d'un vol bien puissant et bien dirigé; peut-être explique-t-elle, par compensation, la réduction du bassin qui ne possède que six sacrées. Quant au reste on est encore trop mal renseigné sur cet animal pour entrer dans de plus longues considérations.

Quoi qu'il en soit les Oiseaux forment un groupe bien circonscrit, le mieux circonscrit peut-être de tous les Vertébrés, malgré le nombre énorme de ses espèces (plus de 10.000). GADOW le divise en deux sous-classes : 1^o les Archæornithes qui comprennent l'*Archæopteryx*; 2^o les Neornithes avec tous les autres Oiseaux.

Les Neornithes se subdivisent eux-mêmes en trois divisions intermédiaires en quelque sorte entre la sous-classe et l'ordre, celles des : 1^o Neornithes Ratitæ, 2^o Neornithes Odontolæ, 3^o Neornithes Carinatae, dont on verra plus loin les caractères.

Les N. Carinatae qui comprennent la presque totalité des Oiseaux actuels ont été subdivisés en quatorze ordres, d'après divers caractères tels que : la disposition des maxillaires supérieurs et du palais (schizognathie, desmognathie, ægithognathie); la forme de l'enveloppe cornée du bec (rhamphothèque) qui est simple ou composée de plusieurs pièces; la disposition des échancrures

du sternum, des anses intestinales, du larynx inférieur (syrinx); les caractères de la nidification et l'état des jeunes à la naissance, etc., etc. La seule définition de tous ces caractères sortirait des limites de cet exposé, et nous nous contenterons d'énumérer les différents groupes en citant les espèces bien connues qu'ils renferment.

SOUS-CLASSE I. — ARCHÆORNITHES.

Crâne avien avec dents coniques. Vertèbres pour la plupart amphicoèles, dont onze cervicales, douze thoraciques, deux lombaires, cinq-six sacrées, vingt et une caudales. Côtes minces sans processus unciné. Côtes ventrales très

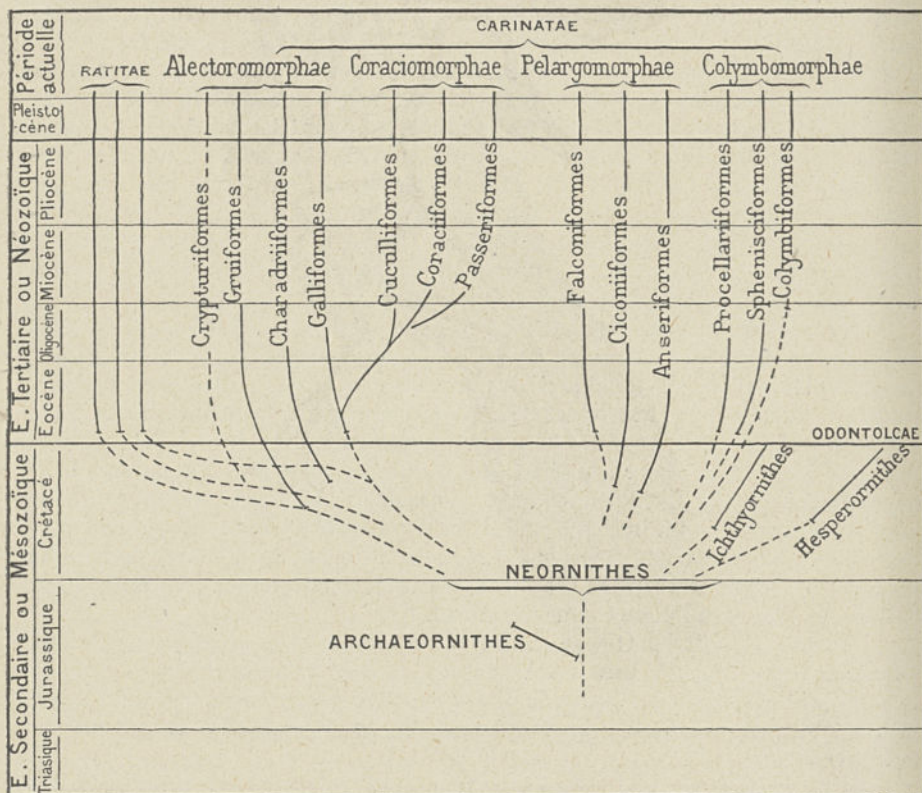


TABLEAU IX. — Classe des Oiseaux.

fin. Scapulum, coracoïde, clavicule, à peu près comme chez les Oiseaux. Sternum inconnu. Os du bassin non soudés. Ilion allongé avec parties pré- et postacétabulaire. Trois métacarpiens (I, II, III) non soudés; 3 doigts (1, 2, 3) avec 2, 3, 4 phalanges, la dernière avec griffe. Membre postérieur avec articulation intertarsienne. Quatre doigts, I, IV. Plumes.

Le seul genre de ce groupe, *Archæopteryx*, du Calcaire lithographique du Jurassique supérieur, est un animal de la taille d'un fort Pigeon, muni d'une longue queue à vertèbres indépendantes, portant chacune une paire de rectrices



FIG. 300. — *Archæopteryx lithographica*, exemplaire du musée de Berlin (emprunté à ZITTEL).

c., carpe; — cl., clavicule; — co., coracoïde; — h., humérus; — r., radius; — sc., scapulum; — u., ulna.

de plus en plus développées à mesure qu'on s'approche de l'extrémité de la queue. Ailes munies de rémiges, mais les doigts pourvus de griffes paraissent libres et il est difficile de savoir comment se comportait l'extrémité de l'aile. Actuellement, trois exemplaires connus : *A. lithographica*, *A. Siemensi*.

SOUS-CLASSE II. — NEORNITHES.

Crâne avien avec ou sans dents. Vertèbres amphicoèles ou pleines. Jamais plus de 13 vertèbres caudales dont les 5 ou 6 dernières s'unissent en un pygostyle. Métacarpiens soudés à leur base, les II^e et III^e réunis aussi à leur extrémité distale, 1^{er} doigt court, 2^e doigt plus long, plus ou moins soudé au 3^e régressé.

DIVISION I. — NEOR. RATITÆ

Oiseaux terrestres, sternum sans bréchet, aile plus ou moins régressée. Coracoïde et scapulum soudés sous un angle obtus. D'habitude pas de pygostyle, ramphothèque composée. Pénis. Plusieurs familles dont nous citerons les genres typiques.

Struthio (Autruche), pied à 2 doigts (3 et 4), symphyse pubienne, précoracoïde, aile avec humérus long, zeugopodes courts, métacarpe et doigts comme chez les Carinatae.

Rhea. — Autruche d'Amérique (Nandou), aile avec humérus long, zeugopodes plus courts, métacarpe et doigts normaux.

Casuarus. — Pied à 3 doigts, aile très rudimentaire, stylopode et zeugopodes courts, métacarpe et doigts réduits; *Dromaeus*.

Apteryx. — Pied à 4 doigts. Aile un peu moins réduite que celle du Casoar.

Dinornithes. — Aile tout à fait réduite ou manquant. Pied à 3 ou 4 doigts, *Dinornis maximus*, 4 mètres de hauteur, Pliocène et Récent de Nouvelle-Zélande; exterminés par les Maoris.

Æpyornithes, exterminés il y a deux ou trois siècles. Madagascar *Æpyornis maximus*, au moins 2 mètres de haut.

Stereornithes. — Oiseaux géants éteints, Éocène du Sud d'Amérique et d'Europe, rapprochés des Ratitæ bien qu'on ne connaisse pas leur sternum. *Gastornis* de l'Éocène des environs de Paris. Les Ratitæ forment un groupe polyphylétique comme on le verra plus loin.

On leur rapporte des débris douteux de l'Éocène rapprochés des Autruches (*Dasornis*) et des Casoars (*Megalornis*). De vraies Autruches se trouvent dans le Miocène supérieur.

DIVISION II. — NEOR. ODONTOLCÆ

Oiseaux marins du Crétacé, crâne muni de dents implantées dans un sillon. Sternum dépourvu de bréchet. Représentés par les seuls genres *Hesperornis* et *Enaliornis*.

Hesperornis a été souvent placé parmi les Ratitæ à cause de l'absence de bréchet au sternum, mais il s'éloigne beaucoup de ces derniers par certains caractères, notamment pas ses dents, par une épaule plus voisine de celle des Carinatae (scapulum long, en sabre, et coracoïde large et court, clavicule), par son sternum allongé, par la disposition des membres postérieurs, par la présence d'un pygostyle, ce qui fait que, malgré la réduction des ailes — dans

lesquels l'humérus, quoique long, est très grêle et paraît incapable d'avoir porté un avant-bras et une main que l'on ne retrouve point; d'ailleurs Gadow le sépare nettement des Ratitæ pour en faire le type d'une division des Neornithes.

DIVISION III. — NEOR. CARINATÆ

Oiseaux à bec corné, exceptionnellement muni de dents, habituellement un bréchet au sternum, les dernières vertèbres caudales soudées en un pygostyle.

ORDRE I. — Ichthyornithes.

Oiseaux capables de voler avec dents implantées dans les alvéoles (Ondotormæ), et vertèbres amphiocœles. Crétacé moy. et sup. *Ichthyornis*, *Apatornis*.

Leurs caractères primitifs (dents, vertèbres, incisure entre l'ilion et l'ischion, petit cerveau), permettent de les regarder comme occupant un rang à part et au début de la série des Carinatæ.

ORDRE II. — Colymbiformes.

Aquatiques, plantigrades, pieds palmés, corps vertical. Ailes pourvues de rémiges courtes et fortes.

Colymbus (Plongeon), *Podiceps* (Grèbe). Très ancien groupe indépendant de la valeur d'un ordre, sans doute parent des Ichthyornithes, voisin des Ardeiformes et des Sphenisciformes. Vingt espèces environ. *Colymboides* remonte à l'Oligocène.

ORDRE III. — Sphenisciformes.

Marins, non volants, extrémités antérieures transformées en rames (Manchots). Ailes couvertes de plumes courtes se recouvrant comme des écailles, métatarsiens incomplètement soudés; pieds plantigrades, quatre doigts dirigés en avant, pouce petit, libre, les trois autres palmés. Squelette du membre antérieur aplati latéralement. Rhamphothèque composée.

Les Manchots habitent la région antarctique et se distinguent très bien de leurs représentants du Nord (Pingouins ou *Alca*), qui appartiennent à un tout autre groupe. *Spheniscus*, *Aptenodytes*, etc., quinze espèces environ. Remontent à l'Éocène (*Palæudyptes*).

ORDRE IV. — Procellariiformes.

Pétrels. Pélagiques, bons voiliers. Rhamphothèque composée. Narines prolongées en tubes (Tubinares), pouce réduit. Souvent placés près des Mouettes sur la foi de ressemblances purement externes, s'en éloignent pour se rapprocher

des Sphenisciformes et des Ciconiiformes. *Diomedea* (Albatros), *Ossifraga*, *Puffinus*, etc., 90 espèces.

On trouve des Procellariiformes fossiles dans l'Éocène et dans le Miocène.

ORDRE V. — Ciconiiformes.

Groupe qui renferme des Oiseaux aquatiques et de marais avec pattes palmées ou en échasses. Remonte peut-être au Crétacé (*Scaniornis*). *Pelecanus*, *Sula*, datent de l'Éocène.

Se divise en 4 sous-ordres comprenant 160 espèces :

1. **Steganopodes.** — Oiseaux aquatiques principalement marins à pieds palmés. *Phaëton*, *Sula* (Fou), *Phalacrocorax* (Cormoran), *Plotus*, *Fregata*, *Pelecanus* (Pélican).

2. **Ardeæ.** — *Ardea* (Héron). *Balæniceps*, etc.

3. **Ciconiæ.** — *Ciconia* (Cigogne), *Tantalus*, *Ibis*, *Platalea* (Spatule).

4. **Phœnicopteri.** — *Phœnicopterus* (Flamant).

ORDRE VI. — Anseriformes.

Se rapprochent de l'ordre précédent, surtout des Phénicoptères, mais s'éloignent de tous les Carinatae par la présence de deux paires de muscles sterno-trachéaux et d'un pénis impair assez semblable à celui des Autruches. 150 espèces environ. Remontent peut-être au Crétacé (*Laornis*); le genre *Anas* existe dès le Miocène.

Deux familles, celle très peu nombreuse des Palamedeidae, *Palamedea*, *Chauna*; et la grande famille des Anatidae avec *Anser*, *Tadorna*, *Anas*, *Fuligula*, *Mergus*, etc., etc.

ORDRE VII. — Falconiiformes.

Oiseaux de proie avec bec muni de *cire*, bons voiliers. Deux sous-ordres, près de 400 espèces; terminent la première brigade des Carinates (voy. p. 660).

1. **Cathartæ.** — Vautours du Nouveau-Monde, *Sarcorhamphus* (Condor).

2. **Accipitres.** — Contenant les Serpentaires, les Vautours de l'Ancien Monde, les Faucons. *Serpentarius*, *Vultur*, *Neophron* (*N. Percnopterus*), *Gypætus*, *Accipiter*, *Aquila*, *Buteo*, *Milvus*, *Falco*.

Les Falconiiformes apparaissent dans l'Éocène avec *Lithornis*; *Aquila*, *Milvus* sont du Miocène.

ORDRE VIII. — **Tinamiiformes** ou **Crypturiformes**.

Carinatae avec une incisure sciatique et sans pygostyle. Rhamphothèque composée. Ces caractères primitifs les rapprochent, plus que tous les autres Oiseaux actuels, des ancêtres hypothétiques voiliers des Ratitæ; une quarantaine d'espèces environ; *Tinamus* ou *Crypturus*, *Rhynchotus*, *Nothura*, etc.

On n'en connaît pas de fossiles avant le Pleistocène.

ORDRE IX. — **Galliformes**.

Ordre riche en espèces dont la principale subdivision (Galli) se rapproche du côté inférieur des Tinamous, tandis que celle des Opisthocornes se relie à des formes élevées de Carinatae, telles que les Cuculiformes, de sorte que les Galli sont au milieu de l'arbre avien.

Parmi les nombreuses subdivisions du groupe, nous citerons seulement les genres : *Turnix*, *Megapodius*, *Numida* (Pintade), *Meleagris* (Dindon), *Gallus*, *Phasianus*, *Coturnix* (Caille), *Perdix*, *Francolinus*, *Lagopus*, *Opisthocomus*.

Fossiles dans l'Éocène (*Palaeortyx*), dans le Miocène et le Pleistocène.

ORDRE X. — **Gruiformes**.

Presque tous Oiseaux de marais, forment un ordre relativement pas très élevé en organisation. Environ 200 espèces. Principales familles : Rallidæ. *Rallus*, *Crex*, *Aptornis* non voilier, Nouvelle-Zélande; 150 espèces environ. Gruidæ, *Grus*, Otidæ, *Otis tarda* (Outarde).

On connaît quelques restes de Rallidæ dans le Crétacé (*Telmatornis*); *Grus* est du Miocène.

ORDRE XI. — **Charadriiformes**.

Comprennent deux groupes doubles, les Laro-Limicolæ et les Pteroclo-Columbæ. Les Limicoles forment le point central de l'ordre; d'une part s'en développèrent les Lari comme Oiseaux nageurs piscivores, d'autre part, comme Oiseaux terrestres et voiliers rapides, les Ptérocles végétariens des Steppes et les Colombins adaptés à la vie arboricole. Les Charadriiformes closent le second grand groupe des Carinatae. Les autres Oiseaux forment un troisième groupe plus élevé morphologiquement, beaucoup plus riche en espèces, dont l'origine doit être cherchée parmi les Galliformes (Opisthocornes).

1. **Limicolæ**. — Oiseaux non nageurs, environ 190 espèces. *Charadrius* (Pluvier), *Vanellus* (Vanneau), *Scolopax* (Bécasse), *Limosa*.

Très anciens : *Palaeotringa* est du Crétacé sup., *Scolopax* de l'Éocène.

2. **Lari** (Mouettes et Goélards). — Oiseaux aquatiques, 125 espèces environ; *Larus*, *L. Sterna*, Hirondelle de mer. *Alca* (Pingouin), ailes réduites,

pourtant certains volent bien, *A. impennis*, éteint récemment, non voilier. *Uria*, *U. troile* (Guillemot).

3. Pterocles. — Oiseaux bons voiliers, sortes de Pigeons adaptés à la vie dans les steppes sablonneuses. *Pterocles*.

4. Columbæ (Pigeons). Environ 350 espèces. Ailes très réduites, *Didus*, *D. ineptus*, *Didunculus*. Ailes bien développées *Colomba*, *Turtur*, *Goura*.

Les Pigeons développés en partant des Limicoles adaptés à la vie arboricole et à la nourriture végétale, constituent une des branches terminales de l'arbre avien. *Columba* existait déjà dans le Miocène.

Les trois ordres suivants forment les Oiseaux les plus élevés en organisation.

ORDRE XII. — Cuculiformes.

Oiseaux à doigts couplés, deux en avant, deux en arrière, se reliaient aux Galiliformes par les Opisthocomes, comprennent deux sous-ordres : Cuculi (Coucous) et Psittaci (Perroquets).

A. Cuculi. — Dans ce groupe se rencontrent *Cuculus canorus* (Coucou), *Coccyzus Americanus* (Coucou d'Amérique) et un assez grand nombre d'espèces de l'Ancien et du Nouveau-Monde. Fossiles dans le Miocène.

B. Psittaci. — Le groupe des Perroquets, plus riche, comprend environ 500 espèces avec les principaux genres : *Nestor*, *Lorius*, *Trichoglossus*, *Strigops* avec bréchet très réduit et vol très limité, *Cacatua*, *Psittacus*, *Melopsittacus*, *M. undulatus* (Perruche ondulée), *Ara*, etc. On trouve quelques Perroquets fossiles dès le Miocène.

ORDRE XIII. — Coraciiformes.

Oiseaux arboricoles qui relient les Cuculiformes placés en dessous d'eux aux Passeriformes qui occupent un rang plus élevé. Ils constituent une nombreuse phalange avienne, près de 1.600 espèces dans 7 sous-ordres dont les principaux sont :

1. Coraciæ. — *Coracias*, *Buceros* (Calao), *Alcedo* (Martin-pêcheur), *Merops* (Guêpier).

2. Striges. — (Hiboux), *Strix*, *S. Flammea* (Effraie), *Otus vulgaris* (Hibou), *Bubo*, *B. maximus* (Grand-Duc), *Scops*, *S. giu* (Petit-Duc).

Le genre *Bubo* est représenté dès l'Éocène supérieur.

3. Caprimulgi. — Divers genres exotiques. En Europe, *Caprimulgus*, *C. europæus* (Engoulevent).

4. Cypseli avec deux familles : les Cypselidæ ou Martinets, *Cypselus apus* (Martinet noir), et celle exclusivement américaine des Trochilidæ ou Oiseaux-

mouches avec un grand nombre d'espèces (400-500). *Cypselus* se trouve dans le Miocène.

5. *Pici*, qui renferment avec d'autres familles exotiques les Toucans *Rhamphastes*, et la nombreuse famille des Pics; *Picus* (Pic), *Iynx*, *I. torquilla* (Torcol), etc. *Picus* remonte au Miocène.

ORDRE XIV. — Passeriformes.

Ce groupe, qui renferme plus de la moitié des Oiseaux actuels et au moins 5.500 espèces, a été divisé par GADOW en deux catégories suivant la disposition des muscles du syrinx. Le premier (anisomyodæ), comprend ceux dont les muscles du syrinx ne sont pas disposés symétriquement de chaque côté, c'est-à-dire s'attachent soit au milieu, soit du côté dorsal, soit du côté ventral seulement des deux anneaux bronchiques. Le deuxième (diacromyodæ) renferme ceux dont les muscles sont disposés symétriquement aux extrémités dorsale et ventrale des anneaux branchiaux.

Dans le premier rentrent des Oiseaux exotiques groupés en Subclamatores et Clamatores.

Dans le second, on distingue les Suboscines avec les Ménures (Oiseaux lyres) et les Oscines ou Oiseaux chanteurs qui renferment de très nombreuses familles dont nous indiquerons seulement le nom des principales. Alaudidæ, Alouettes; Motacillidæ, Hoche-queue; Muscicapidæ, Gobe-Mouches; Turdidæ, Grives, Fauvettes; Cinclidæ, Cincles ou Merles d'eau; Hirundinidæ, Hirondelles; Paridæ, Mésanges; Laniidæ, Pie-grièches; Paradiseidæ, Oiseaux de paradis; Corvidæ, Corbeaux; Sturnidæ, Étourneaux; Fringillidæ, Pinsons.

Plusieurs genres actuels remontent au Miocène, mais quelques débris de l'Éocène ont été rapportés à ce groupe.

Les rapports des divers groupes d'Oiseaux sont les suivants (GADOW) : les Ratités ne constituent point un ensemble équivalent au reste des Neornithes et on ne peut opposer Ratités et Carinatis. Les premiers sont seulement les descendants de divers Carinatis primitifs qui se sont développés unilatéralement dans le sens de la perte du vol, mais ont gardé les caractères primitifs de leurs ancêtres (procoracoïde, prolongements basyptéroides du basi-phénoïde, vomer large, pénis), ce qui permet de les réunir en un groupe qui a véritablement une valeur taxonomique indiscutable, bien qu'il soit formé d'espèces parentes seulement morphologiquement, mais qui, génétiquement, viennent de sources diverses, c'est-à-dire de Crypturiformes, Galliformes, Gruiformes primitifs dont les autres descendants sont devenus les Crypturi-Galli-Gruiformes actuels. Cette manière de voir tient compte des relations véritables des espèces et non pas seulement d'un caractère si important soit-il, comme l'absence de bréchet, par laquelle seule on a voulu parfois définir les Ratités. La perte du pouvoir de voler, et corrélativement celle du bréchet ont apparu à diverses époques et chez des Oiseaux très différents. Celle qui a conduit aux Ratités s'est produite chez des Crypturiformes, Galliformes, Gruiformes primitifs, probablement pendant l'Éocène, mais auparavant elle s'était rencontrée aussi chez des Oiseaux parents des Colymbiformes, et c'est ce qui a produit *Hesperornis*. Enfin on l'a observée chez des animaux d'autres groupes, à des

époques bien plus récentes, par exemple chez un Pigeon (*Didus*) disparu il y a trois cents ans, chez des Rallidæ (*Aphanapteryx*, *Notornis*) de Maurice et de la Nouvelle-Zélande, disparus aussi à l'époque historique, et dans un Perroquet vivant (*Stringops*).

Pour exposer les rapports phylogénétiques des Carinatés, GADOW divise les 14 ordres qui les composent en deux brigades, formées chacune de deux légions comme l'indique le tableau suivant.

		ORDRES
1 ^{re} Brigade...	1 ^{re} Légion. Colymbomorphæ.....	Ichthyornithes.
		Colymbiformes.
	2 ^e Légion. Pelargomorphæ.....	Sphenisciformes.
		Procellariiformes.
2 ^e Brigade....	1 ^{re} Légion. Alectoromorphæ.....	Ciconiiformes.
		Anseriformes.
		Falconiformes.
		Tinamiformes.
	2 ^e Légion. Coraciomorphæ.....	Galliformes.
		Gruiformes.
		Charadriiformes.
		Cuculiformes.
	Coraciiformes.	
	Passeriformes.	

Puis il place sur une même ligne les deux légions de la première brigade et la première légion de la seconde (Alectoromorphæ), avec un appendice à l'aile gauche les Odontolcæ, parents des Colymbomorphæ, à l'aile droite les Ratitæ parents des Alectoromorphæ. Les Coraciomorphæ, plus différenciés, sont placés au-dessus des Alectoromorphæ.

		Coraciomorphæ
		+
Odontolcæ...	Colymbo- + Pelargomorphæ. Alectoromorphæ... Ratitæ	
Neornithes		

Ce tableau indique que les trois premières légions des Carinatés se sont développées parallèlement et ont atteint à peu près le même degré de différenciation, tandis que le groupe des Coraciomorphes, sorti des Alectoromorphes et plus différencié, s'oppose en quelque sorte à tous les autres.

Les Neornithes viennent eux-mêmes des Archæornithes ou bien d'un ancêtre commun avec ces derniers qui constituent dès lors une branche collatérale du même tronc.

En dehors de cette esquisse phylogénétique valable pour les différents groupes réunis dans la classe des Oiseaux, il est impossible de dire actuellement d'où ces derniers dérivent.

HUXLEY fit remarquer l'un des premiers les ressemblances extraordinaires que montrent le bassin et le membre postérieur des Oiseaux et des Dinosauriens, et émit l'hypothèse de l'origine dinosaurienne des Oiseaux. Cette idée fut creusée par divers auteurs, et comme SEELEY et OWEN faisaient remarquer les relations des Oiseaux avec les Ptérodactyles, on en vint à attribuer aux Oiseaux une double origine : les Ratitæ seraient venus des Dinosauriens par l'intermédiaire de l'*Archæopteryx* et de l'*Hesperornis*, les Carinatés des Ptérosauriens (BAUR,

COPE, MIVART, WIEDERSHEIM). Toutes ces vues sont des rêveries sans valeur (GADOW), les rapprochements avec les Dinosauriens sont de purs phénomènes de convergence; d'autre part, la liaison phylogénétique des Ratités avec les Carinatés est surabondamment prouvée par leur membre antérieur qui ne peut provenir que d'une aile vraie, les Oiseaux sont donc monophylétiques. Quant à déterminer plus précisément leur origine, c'est pour le moment impossible. GADOW a bien essayé de définir l'ancêtre des Oiseaux, c'est pour lui un animal « pas postérieur à l'Oolithe moyenne, avec pubis bifurqué, quatre orteils fonctionnels, métatarsiens allongés, clavicule complète, dents prémaxillaires, et os carré libre, non solidement fixé. » Cette définition est, on en conviendra, bien insuffisante pour se faire une idée quelconque de l'animal dont il s'agirait, mais elle montre en tout cas que cet animal n'était ni un Dinosaurien, ni un Ptérosaure, ni aucun autre des Reptiles connus. L'origine des Oiseaux reste donc dans le plus complet mystère.

BIBLIOGRAPHIE

M. FÜRBRINGER. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel*, etc. Amsterdam, 1888. — ALPH. MILNE-EDWARDS. *Résumé des recherches sur les Oiseaux fossiles*. Ann. Sc. nat., 5^e série, T. XVI, 1872. — H. GADOW. *Vögel* in Brown's Klassen, etc., 1890 (commencé en 1869 par Selenka). — C. ZITTEL. *Traité de Paléontologie*, T. III, 1893. — A. H. EVANS. *Birds*. Cambridge natural History, Vol. IX, 1899.

CHAPITRE VI

CLASSE VI. — MAMMALIA

Animaux à sang chaud, cœur à quatre cavités, diaphragme musculaire complet séparant le thorax de l'abdomen. Glandes sécrétant du lait pour l'alimentation des jeunes, peau munie de poils. Mandibule formée d'une seule pièce de chaque côté, s'articulant directement avec le squamosal sans l'interposition d'un os carré passé dans la chaîne des osselets de l'ouïe.

Ce caractère est le seul, parmi ceux tirés de l'ostéologie, qui soit absolument décisif et qui s'applique sans restriction à tous les Mammifères.

Les Mammifères se divisent en deux sous-classes : I, les Prototheria ; II, les Eutheria.

La première comprend deux ordres, les Monotremata et les Multituberculata ou Allotheria ; elle est caractérisée par un coracoïde indépendant de l'omoplate et s'étendant jusqu'au sternum, des glandes mammaires sans mamelons, des œufs volumineux à segmentation partielle, l'absence constante d'un placenta.

La seconde comprend tous les autres ordres ; elle est caractérisée par un coracoïde toujours soudé à l'omoplate et n'atteignant pas le sternum, des glandes mammaires avec mamelons, des œufs petits à segmentation totale et le plus souvent un placenta.

Nous verrons plus loin la subdivision de ces deux sous-classes ; pour le moment il faut envisager la question générale de l'origine des Mammifères. Comme pour tant d'autres questions, la réponse à celle-ci est très différente suivant les auteurs. On est d'accord seulement sur le fait qu'ils ne viennent ni d'Amphibiens, ni de Reptiles semblables aux actuels. Mais pour les uns ils dérivent d'Amphibiens anciens qui auraient donné à la fois, d'un côté, les Mammifères, de l'autre les Sauropsidés ; pour d'autres ils dérivent des Reptiles Théromorphes ou encore d'ancêtres communs avec ces derniers. La diversité de ces réponses montre que ni l'état de la Paléontologie ni celui de l'Anatomie comparée ne permettent actuellement de trancher la question (MAX WEBER). Toutefois il semble s'établir un accord pour faire dériver les Mammifères de Reptiles Théromorphes ; on a fait remarquer que le crâne des Thériodontes se rapproche de celui des Mammifères par : 1° une fusion commençante et une réduction du nombre des différents os, 2° le fait que le squamosal forme en partie la facette articulaire pour la mandibule tandis que le carré se réduit,

3° la présence de deux condyles occipitaux chez *Cynognathus*. On peut donc admettre que les premiers Mammifères dérivent de petits Thériodontes insectivores, d'ailleurs inconnus, dont ils se sont séparés sans doute à l'époque permienne. Ces Promammifères ont donné naissance aux Mammifères mésozoïques qui en descendent soit sous la forme d'un rameau unique (hypothèse monophylétique), soit sous celle de deux branches divergentes correspondant à peu près aux deux sous-classes des Prototheria et des Eutheria (hypothèse diphylétique).

Les Mammifères mésozoïques ont fourni un certain nombre de restes, malheureusement très incomplets, et consistant le plus souvent en fragments de crânes, ou en mandibules, mais jamais en squelettes entiers. Ces débris ont été classés par OSBORN en quatre groupes : les Multituberculata, Protodonta, Triconodonta, Trituberculata.

Les Multituberculata, caractérisés par leurs molaires à rangées parallèles de tubercules, appartiennent peut-être à la sous-classe des Prototheria qu'ils auraient représentée à l'époque mésozoïque ; ils ont donné à une époque inconnue le second ordre de cette sous-classe, celui des Monotremata. Les tableaux X et XI les représentent comme une branche distincte (hypothèse diphylétique), pour d'autres auteurs, ils sont plus étroitement rattachés aux Marsupiaux, la séparation de ces rameaux s'effectue plus tard.

Les autres Mammifères mésozoïques, partant de formes très anciennes, les Protodonta du Trias que l'on rapproche des Marsupiaux, ont divergé dès l'époque jurassique en deux rameaux, celui des Triconodonta qui conduit aux Marsupiaux, et celui des Trituberculata ou Insectivores primitifs, qui est sans doute le point de départ du reste des Eutheria (Tab. X et XI).

Quoi qu'il en soit, dès l'Éocène le plus inférieur on trouve un grand nombre de Mammifères, dont l'abondance contraste vivement avec la rareté des espèces mésozoïques et que l'on peut grouper ainsi : d'abord quatre sous-ordres composés d'espèces présentant beaucoup de caractères communs ; ce sont les Amblypoda, Condylarthra, Creodonta, Pachylemuria, puis deux ordres plus distincts, les Ganodonta et les Tillodontia (Tab. X).

Les représentants des quatre premiers sous-ordres, faciles à distinguer les uns des autres dans l'Éocène supérieur, se montrent au contraire dans les couches de l'Éocène inférieur de Reims, reliés entre eux par tant de caractères communs qu'il est souvent difficile de décider à quel groupe ils appartiennent (ZITTEL). Tous ont des pattes plantigrades à cinq doigts dont les dernières phalanges sont terminées par quelque chose d'intermédiaire entre une griffe et un sabot ; tous ont les os de l'avant-bras séparés ; un trou entépi-condylien à l'humérus, un central du carpe, un cerveau petit et lisse, une denture complète non spécialisée, omnivore et à molaires tuberculeuses. Les deux premiers groupes (Amblypoda et Condylarthra) ou des formes voisines auxquelles on pourrait donner le nom de Protungulata, fournissent l'ensemble des Ungulata.

Le sous-ordre des Creodonta engendre les Carnivores fissipèdes et pinnipèdes, celui des Pachylemuria, les Lémuriens, les Singes et l'Homme.

Tous ces groupes sont très étroitement rattachés à celui des Insectivores et descendent sans doute des Insectivores primitifs mésozoïques, dont ils se séparent seulement par leur denture plus omnivore et qui pourra donner ultérieurement les différenciations les plus opposées dans le sens des régimes végétarien et carnassier.

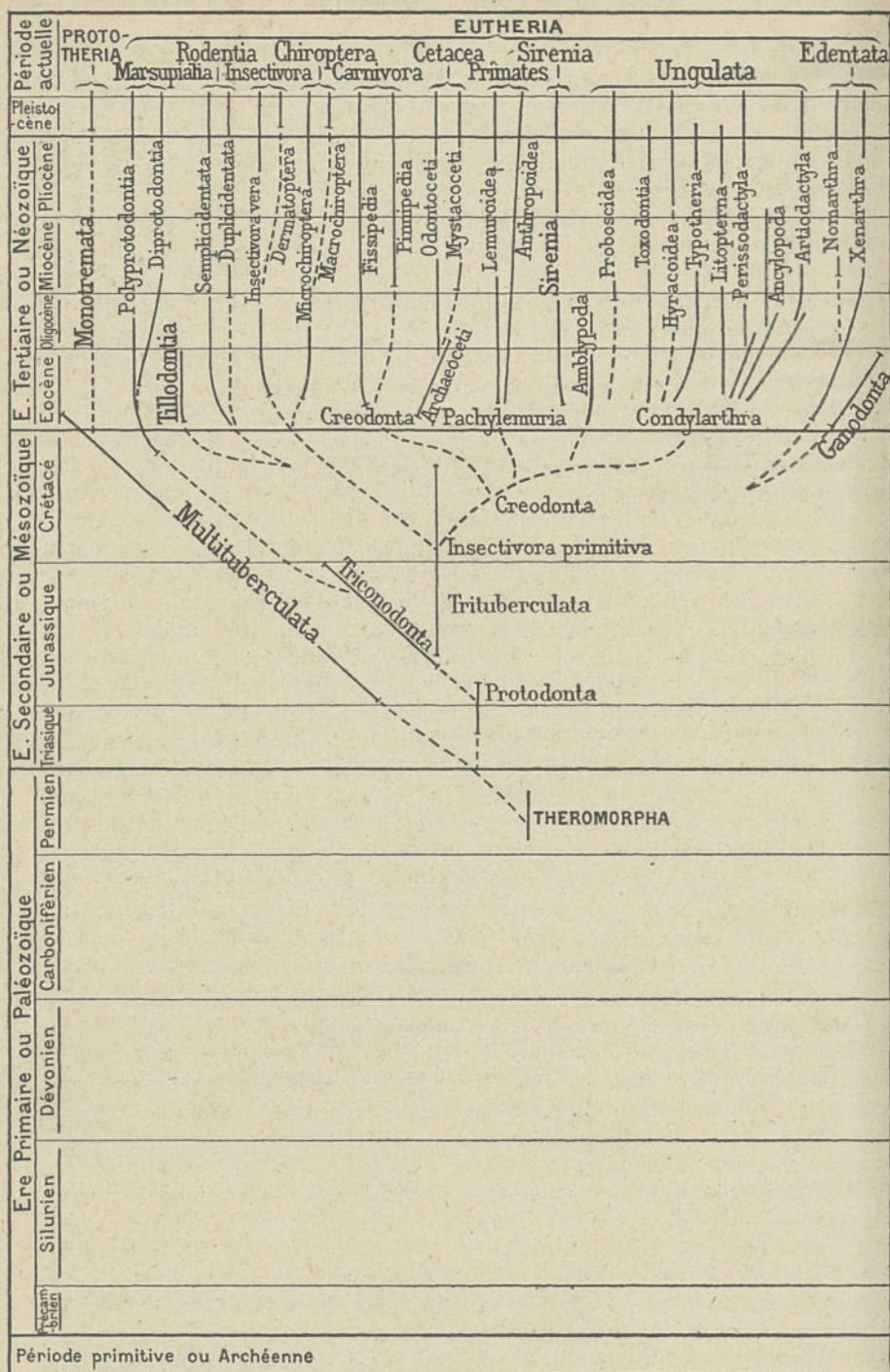


TABLEAU X. — Classe des Mammifères.

L'ordre des Ganodonta est plus isolé et ne se rattache pas aussi aisément aux Mammifères mésozoïques connus. Peut-être a-t-il donné les Édentés ou dérive-t-il d'un ancêtre commun avec ces derniers.

Celui des Tillodontia est également moins lié aux types mésozoïques, quoiqu'il ne soit pas difficile d'imaginer son origine, ainsi que celle des Rongeurs ses voisins, aux dépens d'Insectivores primitifs.

Ainsi la plupart des ordres des Mammifères actuels se laissent aisément rattacher par des intermédiaires fossiles à des souches connues jusqu'à l'Éocène inférieur tout au moins. Il en est toutefois quelques-uns dont l'origine n'est éclairée par aucun document paléontologique suffisant, ce sont les Siréniens, les Cétacés, les Chiroptères.

Les Siréniens sont reliés par l'anatomie comparée aux Ongulés, mais leurs plus anciens représentants fossiles connus sont déjà tout à fait caractérisés et ne forment aucun intermédiaire avec quelque Ongulé que ce soit. Il en est de même pour les Cétacés que l'on rattache sans plus d'intermédiaires fossiles aux Créodontes, et pour les Chiroptères qui, dès qu'on les connaît, se montrent parfaitement différenciés.

SOUS-CLASSE I. — PROTOTHERIA

Mammifères avec coracoïde indépendant de l'omoplate et s'étendant jusqu'au sternum.

Cette définition est volontairement écourtée parce qu'elle s'applique aussi à l'ordre fossile des Multituberculata pour lequel on ne peut invoquer que des caractères ostéologiques. La position de ce dernier ordre est d'ailleurs encore indéterminée et on ne sait s'il doit être rattaché à l'une plutôt qu'à l'autre des sous-classes de Mammifères. Nous le placerons dans la première qui comprend dès lors deux ordres : 1^o Monotremata; 2^o Multituberculata ou Allotheria.

ORDRE I. — Monotremata.

Mâchoires édentées ou pourvues seulement de molaires temporaires. Coracoïde indépendant bien développé, articulé avec le scapulum d'une part, le sternum de l'autre; procoracoïde, interclavicule (épisternum) et clavicules. Corps vertébraux sans épiphyses. Os marsupiaux. Sinus uro-génital et cloaque. Les deux conduits génitaux débouchent isolément dans le sinus uro-génital qui sert de vagin. Œufs méroblastiques.

Les traits les plus caractéristiques des Monotrèmes sont fournis par leur ceinture scapulaire et par leur mode de reproduction. Leur ceinture, par son coracoïde large indépendant et atteignant le sternum, rappelle tout à fait celle des Reptiles. Comme chez ceux-ci elle forme une partie rigide non dilatable de la cage thoracique qui ne peut être utilisée dans les mouvements respiratoires. La reproduction se fait par des œufs méroblastiques et qui se développent comme ceux des Sauropsidés. L'œuf est reçu dans une légère dépression de la paroi ventrale formée autour des orifices des glandes mammaires dépourvues de tétines, et que l'on a comparée à tort à la bourse des

Marsupiaux, car elle représente seulement le *champ glandulaire* de l'ébauche mammaire, et par suite une partie destinée à former le mamelon ou le pis. Il existe encore d'autres caractères archaïques, comme grandes dimensions du marteau et de l'enclume rappelant le carré et l'articulaire, absence de conque auditive, existence d'une veine abdominale antérieure représentée au moins chez l'adulte par son méso, absence du corps calleux. La température est plus basse que chez les Eutheria et SEMON a observé chez *Echidna* des variations de treize degrés au moins, ce qui en fait un intermédiaire entre les poïkilothermes et les homœothermes. D'autre part il y a des traits de Mammifères parfaits : le diaphragme musculaire est normal, le tube digestif est bâti sur le type des Eutheria, le cerveau est volumineux, pas reptilien du tout par sa taille et par d'autres caractères (ELLIOT SMITH).

Deux genres vivants : *Ornithorhynchus*, *O. anatinus*, Ornithorhynque (Australie). Animal aquatique de la taille d'un Lapin, bas sur pattes, avec fourrure épaisse, pattes palmées munies de griffes fortes. Tête terminée par une sorte de bec de canard couvert d'une peau nue, douce et fine, sauf sur les mâchoires où se trouvent des plaques cornées remplaçant des molaires temporaires multituberculées. Ces plaques cornées semblent préférables à des dents fragiles pour broyer les coquilles des Mollusques dont l'animal se nourrit.

Echidna, *E. hystrix* (Echidné). Corps couvert de piquants comme un Hérisson, tête prolongée en un long rostre édenté, langue protractile longue et visqueuse pour capturer les Fourmis dont il fait sa nourriture.

Des Monotrèmes voisins des actuels se rencontrent dans les couches fossilifères récentes.

ORDRE II. — Multituberculata.

Petits Mammifères éteints. Incisives fortes, pas de canines, prémolaires tranchantes à faces latérales rayées, molaires multituberculées. Angle de la mandibule recourbé en dedans. Coracoïde distinct.

Cesont de petits animaux de la taille d'un Rat à celle d'un Lièvre ou d'un Porc-épic au maximum, tous fossiles et que l'on ne connaît que très imparfaitement par des fragments de mâchoires, des mandibules, des dents et quelques autres pièces de squelette toujours isolées. Ils vont du Trias à l'Éocène inférieur inclusivement. Leur denture est très particulière; les incisives sont fortes et longues, suit une barre sans canine, puis viennent des prémolaires en nombre variable (jusqu'à quatre), caractérisées parce qu'elles sont tranchantes; leur couronne en forme de coin présente une arête arquée dirigée d'avant en arrière et des faces latérales couvertes de fortes rayures parallèles entre elles et descendant obliquement (*Plagiaulax*). Les molaires, à deux ou trois racines, sont multituberculées, avec au moins deux ou trois paires, souvent plus, de tubercules placés sur deux ou trois rangs longitudinaux parallèles. Une omoplate de *Camptomus* présente deux facettes articulaires dont une vraisemblablement pour un coracoïde distinct.

On décrit dans cet ordre plusieurs familles dont les noms indiquent celui d'un genre principal : Bolontidæ, Stereognathidæ, Plagiaulacidæ, Polymastodontidæ. *Plagiaulax* se rencontre dans le Purbeck, il est représenté aussi dans l'Éocène inférieur de Reims par un genre à peine distinct, *Neoplagiaulax*; *Microlestes* est aussi un Plagiaulacidé très ancien qui remonte au Trias supé-

rieur et au Jurassique inférieur; *Bolodon*, *Stereognathus* appartiennent au Jurassique, *Polymastodon* au Crétacé supérieur et à l'Éocène inférieur.

Enfin on rapproche parfois des Multituberculata la famille des Tritylodontidæ dont le type *Tritylodon* a déjà été signalé page 631 comme un Théromorphe. La distinction entre ceux-ci et les Allotheria du Trias est très difficile à cause de l'insuffisance des restes fossiles.

SOUS-CLASSE II. — EUTHERIA

Coracoïde petit soudé au scapulum, n'atteignant jamais le sternum. Épisternum manquant ou rudimentaire. Corps vertébraux avec épiphyses. Tétines (mamelon ou pis). Corps calleux présent. Œufs petits, holoblastiques. Vivipares.

Les Eutheria renferment tous les Mammifères autres que les Monotremata. Les Marsupiaux, qui avaient été longtemps mis à part dans la sous-classe des Metatheria, doivent être réunis à ce groupe parce que certains des caractères qui servaient à les opposer aux autres Mammifères sont peut-être dus à des régressions secondaires.

ORDRE I. — Marsupialia.

Animaux terrestres, arboricoles, fousseurs. Palais osseux fenêtré, os jugal atteignant la cavité glénoïde de la mandibule. Angle de la mandibule presque toujours infléchi. Clavicule développée. Os marsupiaux. Une seule dent de lait fonctionnelle (4^e prémolaire). Tétines dans une poche marsupiale. Habituellement pas de placenta allantoidien.

Autrefois mis à part, sont réunis aux Eutheria parce que les caractères qui les en distinguent, moins importants que ceux des Monotremata, n'ont pas la valeur de ceux d'une sous-classe, et que certains d'entre eux sont peut-être le fait d'une régression. La présence d'un placenta chez *Perameles* fait penser que les Marsupiaux descendent d'ancêtres placentaires; de même leur dentition, de quelque façon qu'on l'interprète, montre toujours l'absence ou la forte régression d'une série de dents qui sont fonctionnelles chez les Eutheria. Ces caractères régressifs font qu'ils ne peuvent non plus être considérés comme un stade intermédiaire dans le développement des Eutheria.

Les Marsupiaux dérivent de Mammifères mésozoïques qui ont été rangés par OSBORN dans les familles des Protodonta, des Triconodonta et des Trituberculata.

Les Protodonta sont de petits animaux représentés par des restes bien incomplets, dans le Trias supérieur d'Amérique. Leurs prémolaires en stylet et leurs molaires avec une pointe principale se distinguent de celles des Multituberculés. Ils sont représentés par le genre *Dromatherium*. *D. sylvestre* considéré comme le plus ancien Mammifère connu a des dents qui conservent encore certains caractères reptiliens.

Les Triconodonta du Jurassique sont plus nettement les prédécesseurs des Marsupiaux carnivores (prémolaires et molaires trituberculées, racines doubles,

angle de la mandibule infléchi). *Amphilestes*, *Triconodon*, *Phascolotherium*, *Spalacotherium*.

Les Trituberculata, du Jurassique et du Crétacé, sont en partie des Prothelphes, en partie des Insectivores primitifs, et montrent la transition des molaires triconodontes aux trituberculées. *Amphitherium*, *Amblotherium*, *Dryolestes*.

Les Marsupiaux présentent un grand nombre de formes adaptées à divers genres de vie et qui ont pris par convergence les caractères de types appartenant à divers ordres des Eutheria, de sorte qu'il est facile d'établir un parallélisme, au moins extérieur, entre certains Marsupiaux et divers Mammifères plus élevés, c'est ce que nous exprimerons en faisant suivre les noms des genres de celui de la forme euthérienne dont ils se rapprochent le plus.

Se divisent en deux sous-ordres :

1. Polyprotodontia. — Incisives nombreuses (4 à 5 de chaque côté), prémolaires triconodontes ou trituberculées, molaires, 7, plus nombreuses chez les fossiles. Carnivores ou insectivores de petite taille.

Ce groupe comprend plusieurs familles : 1^o Dasyuridae avec les genres suivants : *Thylacinus*, sorte de Loup; *Dasyurus*, sorte de Civette; *Sarcophilus*, carnassier, à peu près de la taille du Thylacine, très féroce; *Myrmecobius*, qui offre des caractères archaïques de Marsupial mésozoïque, etc.; 2^o Didelphidae, *Didelphys*, Sarigue (Amérique); 3^o Peramelidae, *Perameles*, insectivore et végétarien; *Peragale*, qui a quelques traits et habitudes du Lapin; 4^o Notoryctidae, *Notoryctes*, *N. typhlops*, sorte de Taupe.

Les Polyprotodontia sont sans doute les plus primitifs des Marsupiaux (dents plus nombreuses, membres sub-égaux, régime carnivore, cerveau moins plissé). Ils apparaissent dès le Crétacé supérieur (*Didelphops*) et sont abondamment représentés, dès l'Éocène, notamment dans le gypse de Paris, par des espèces très voisines du genre actuel *Didelphys*, et qui ont fourni à CUVIER le sujet d'une de ses plus célèbres découvertes paléontologiques (prédiction de la présence des os marsupiaux dans le squelette encore incomplètement dégagé qu'il examinait). La famille des Dasyuridae remonte au Tertiaire inférieur (AMEGHINO), avec les genres *Prothylacinus*, *Protoproviverra*.

2. Diprotodontia. — Les deux incisives internes de la mandibule toujours prépondérantes, les autres petites, en nombre variable. Herbivores, comprennent trois familles : 1^o Macropodidae avec les genres : *Macropus* (Kangaroo), membres postérieurs plus développés avec deux doigts fonctionnels seulement (IV et V), métatarsiens allongés; *Dendrolagus*; *Hypsiprymnodon*, qui fait le passage à la seconde famille; 2^o Phalangeridae : *Phalanger*; *Petaurus* (Phalanger volant), membrane entre les membres; *Phascolarctos*, arboricole, ressemble un peu à un Ours, se nourrit exclusivement de feuilles d'Eucalyptus; *Phascolumys* (Wombat), sorte de Marmotte; *Tarsipes*, insectivore; 3^o Epanorthidae, représentés actuellement par le genre *Cœnolestes* de l'Amérique équatoriale, mais déjà rencontrés dans le Tertiaire inférieur d'Amérique par AMEGHINO.

On n'a que peu de renseignements sur les prédécesseurs des Diprotodontia; citons les genres *Diprotodon* (Pleistocène d'Australie), animal herbivore de grandes dimensions, crâne de la taille de celui d'un Rhinocéros; *Nototherium*, un peu plus petit; *Thylacoleo* (Pleistocène d'Australie), crâne de la taille de celui

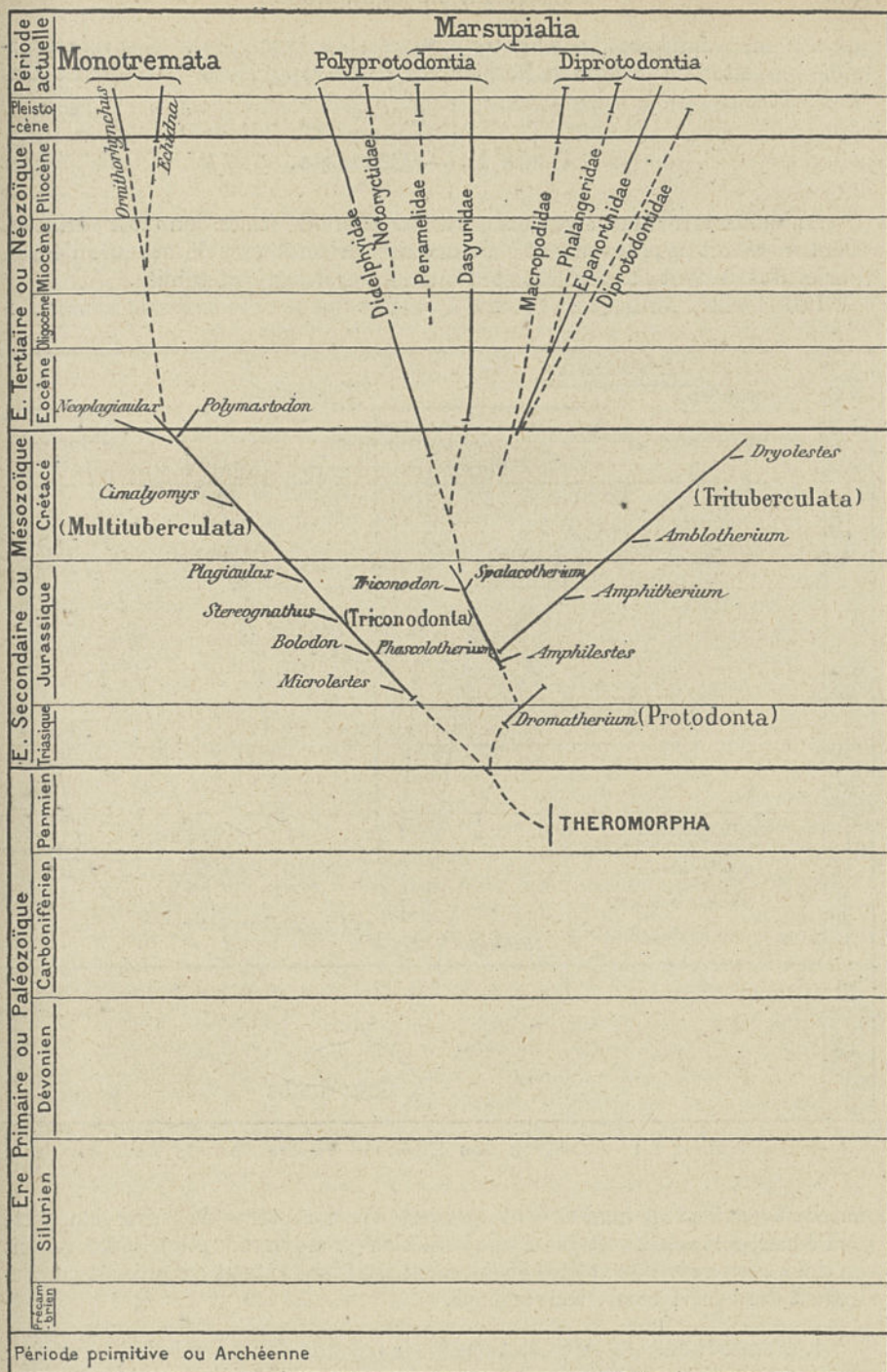


TABLEAU XI. — Mammifères mésozoïques, Monotrèmes et Marsupiaux.

d'un Lion, prémolaires tranchantes à rapprocher de celles de *Plagiaulax*, considéré maintenant comme un herbivore. Les Macropodidæ se rencontrent dans le Pleistocène.

ORDRE II. — Edentata.

Animaux terrestres, arboricoles ou fousseurs de dimensions très variables. Denture réduite le plus souvent à des molaires prismatiques dépourvues d'émail, parfois totalement absente. Doigts terminés par des griffes acérées.

Les Édentés forment un groupe à part et qui se relie mal aux autres Eu-

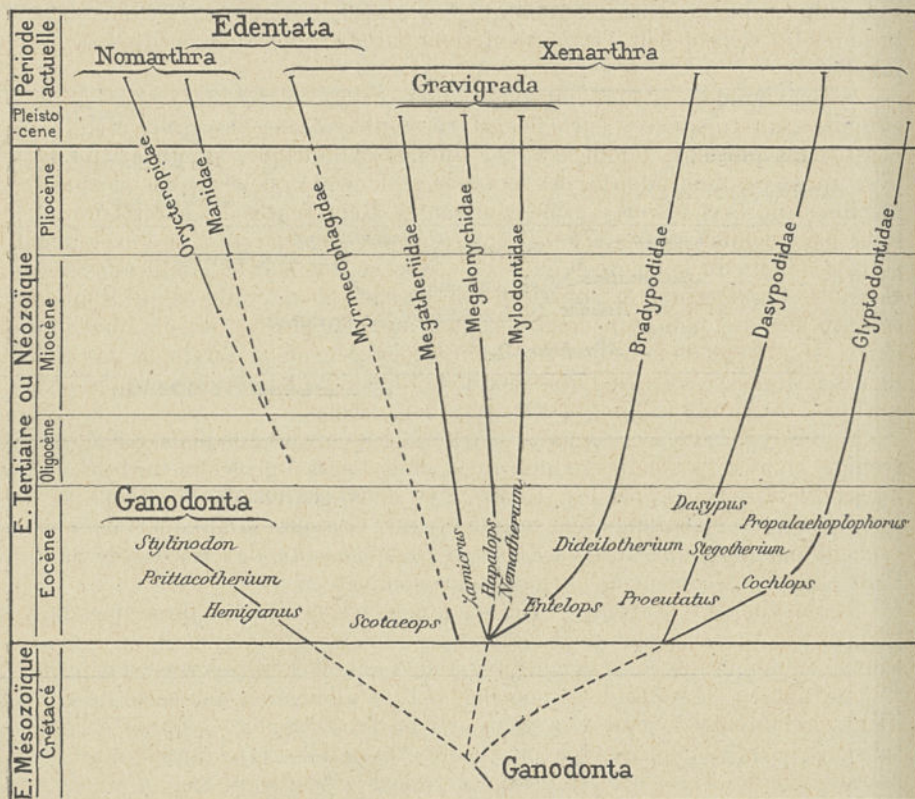


TABLEAU XII. — Ordres des Édentés et des Ganodontes.

theria. Leur denture homœodonte présente des caractères de régression, perte de l'émail, perte chez certains d'une dentition (monophyodontie). Ils se divisent en deux sous-ordres peut-être absolument indépendants et qui présentent seulement des caractères de convergence.

1. **Nomarthra.** — Articulations (de la colonne dorso-lombaire) normales; animaux de l'ancien monde. Deux genres seulement qui servent de types à deux familles : *Orycteropus*, de l'Afrique tropicale, corps couvert de poils,

museau allongé, cinq dents prismatiques de chaque côté, langue très longue et aplatie; se nourrit de Termites. — *Manis* (Pangolin), corps couvert d'écailles imbriquées, museau très long, pas de dents, se nourrit de Fourmis. Afrique, Asie. Ce sous-ordre est représenté à partir du Miocène sup. par le genre *Orycteropus*.

2. Xenarthra. — Dernières vertèbres dorsales et vertèbres lombaires présentant des apophyses articulaires supplémentaires.

Plusieurs familles ou groupes importants :

1^{re} Myrmecophagidæ. Fourmiliers. — Corps couvert de poils, museau tubuliforme, pas de dents ou dents rudimentaires. *Myrmecophaga*, *M. jubata*, grand Fourmilier, plus de 2 mètres de long. *Tamandua*, *Cycloturus*. Certains débris incomplets (*Scotæops*) du Tertiaire inférieur ont été rapportés avec doute à cette famille.

2^{de} Gravigrada. — On réunit sous ce nom certains herbivores fossiles grands et lourds, intermédiaires entre les Myrmecophagidæ et les Bradypodidæ, et constituant plusieurs familles. Crâne allongé cylindrique, arc jugal très fort avec apophyse descendante, des molaires seulement; queue longue et épaisse. Membres courts et trapus à griffes puissantes. Représentés dès le tertiaire inférieur par quelques genres, *Zamicros*, *Hapalops*, *Nematherium*, se développent surtout à la fin du Tertiaire et dans le Pleistocène, donnant les familles des Megatheriidæ, *Megatherium*, *M. americanum*, presque de la taille d'un Éléphant (Pleistocène des pampas), *Nothrotherium*, un peu plus petit; des Megalonychidæ, *Megalonyx* de la taille d'un Bœuf (Pleistocène de la Virginie); des Mylodontidæ, *Mylodon*, sorte de Paresseux de la taille d'un Rhinocéros et présentant quelques os dermiques, *Scelidotherium*, Pleistocène.

3^{de} Bradypodidæ (Paresseux). — Arboricoles, couverts de poils, crâne court, tronqué en avant, molaires cylindriques, cinq doigts à griffes recourbées. *Bradypus* (Paresseux), *Cholæpus* (Unau). Ces deux genres ne comptent pas de fossiles connus, mais remontent sans doute aux Gravigrada auxquels ils se rattachent par les genres fossiles *Entelops*, *Dideilotherium* de l'Éocène de Santa-Cruz et qui possédaient une denture plus complète.

4^{de} Dasypodidæ (Tatous). — Animaux couverts de plaques dermiques polygonales qui se réunissent pour former un bouclier céphalique et un bouclier pelvien immobiles, avec un nombre variable d'anneaux transverses ou ceintures mobiles interposées aux deux boucliers. Crâne allongé en une sorte de groin. Dents nombreuses. Nombreux genres, *Tatusia*, *Dasypus*, *Xenurus*, *Chlamydophorus*, *Priodon* qui peut avoir jusqu'à 90 dents. Cette famille était déjà représentée dès l'Éocène par quelques formes *Proeutatus*, *Stegotherium*, *Dasypus*. Les genres actuels autres que ce dernier datent du Pliocène ou du Pleistocène.

5^{de} Glyptodontidæ. — Tatous fossiles avec carapace dermique continue, immobile, bombée. Crâne court, arc jugal avec apophyse descendante. Molaires seulement. Vertèbres dorsales soudées entre elles, vertèbres lombaires soudées au sacrum. Commencent dès l'Éocène, pour se développer surtout à la fin de cette période et représentent un rameau profondément spécialisé des Tatous (ZITTEL). *Cochlops*, Tertiaire inférieur. *Propalæohoplophorus*, Tertiaire inférieur. *Glyptodon* (Pleistocène), long de 3 mètres environ, griffes émoussées en forme de sabots. *Panochtus* (Pleistocène), queue plus longue, quatre doigts à la main, cinq au pied. *Dædicurus*, trois et quatre doigts seulement (Pleistocène).

ORDRE III. — **Ganodonta.**

Cet ordre a été formé (WORTMANN) pour quelques animaux de l'Éocène inférieur placés autrefois parmi les Tillodontia.

Certains d'entre eux présentent dans leur denture une série de dispositions transitionnelles qui conduisent de types normaux à denture complète formée de dents revêtues d'émail, au type édenté pourvu seulement de molaires sans émail.

Hemiganus a une denture complète; le nombre des dents se réduit chez *Psittacotherium* et l'émail n'existe que sur une des faces de la dent, enfin chez *Stylinodon* il est réduit à des bandes verticales séparées les unes des autres. Toutefois comme il existe déjà des Édentés dans les couches renfermant les Ganodonta, il ne faut pas établir de descendance directe entre eux, ou reporter cette descendance à l'époque mésozoïque et à des Ganodonta encore inconnus.

ORDRE IV. — **Ungulata.**

Animaux terrestres, principalement végétariens à molaires bunodontes ou lophodontes. Plantigrades, digitigrades ou onguligrades, membres terminés par des sabots plutôt que par des griffes ou par des ongles.

Cette division des Mammifères comprend un très grand nombre de formes dont les espèces vivantes constituent quatre groupes distincts : Hyracoidea, Proboscidea, Perissodactyla, Artiodactyla, qui mériteraient chacun la valeur d'un ordre, mais comme ce sont les branches terminales de phylums confondus à leur base dans des formes primitives peu spécialisées et que de nombreux fossiles diminuent les lacunes qui les séparent, on leur donne seulement la valeur de sous-ordres, de même qu'aux principales divisions des fossiles du même groupe (voy. Tabl. X).

Les sous-ordres les plus anciens (Amblypoda, Condylarthra) constituent des formes très primitives, c'est-à-dire très généralisées, difficiles à séparer des Carnivores primitifs (Creodonta) et des Primates ancestraux (Pachylemura) qui vivaient à la même époque.

1. Condylarthra. — Ongulés éteints, plantigrades à cinq doigts, os du carpe sériés, denture complète, molaires bunodontes, humérus avec trou entépicondylien, fémur avec troisième trochanter.

Ce groupe représenté dès l'Éocène inférieur en Amérique et en Europe comprend divers genres : *Euprotogonia*, type primitif voisin des Creodonta et qui a sans doute engendré *Phenacodus* (plusieurs espèces assez complètement connues, de la taille d'un grand Chien à celle d'un Tapir, considéré comme ancêtre des Perissodactyla); *Pantolestes*, souche des Artiodactyla; *Meniscotherium*, ancêtre probable des Hyracoidea, et *Pleuraspidotherrum* de l'Éocène inférieur de Reims, qui relie les Condylarthra aux Insectivores.

Les Perissodactyla et les Artiodactyla se développent en partant des Condylarthra comme deux branches maîtresses des Ungulata.

2. Perissodactyla. — Animaux avec doigts pairs ou impairs, mais l'axe du membre passe toujours par le troisième doigt prédominant, et dans certains cas unique (patte mesaxonique). Denture généralement complète, molaires bunodontes ou lophodontes.

Les Périssodactyles sont représentés par trois groupes, les Chevaux (Hippoidea), les Tapirs (Tapiroidea), les Rhinocéros (Rhinoceroidea). Ils dérivent des Condylarthra et en particulier de *Phenacodus* et sont représentés dans l'Éocène par une première forme, *Hyracotherium*.

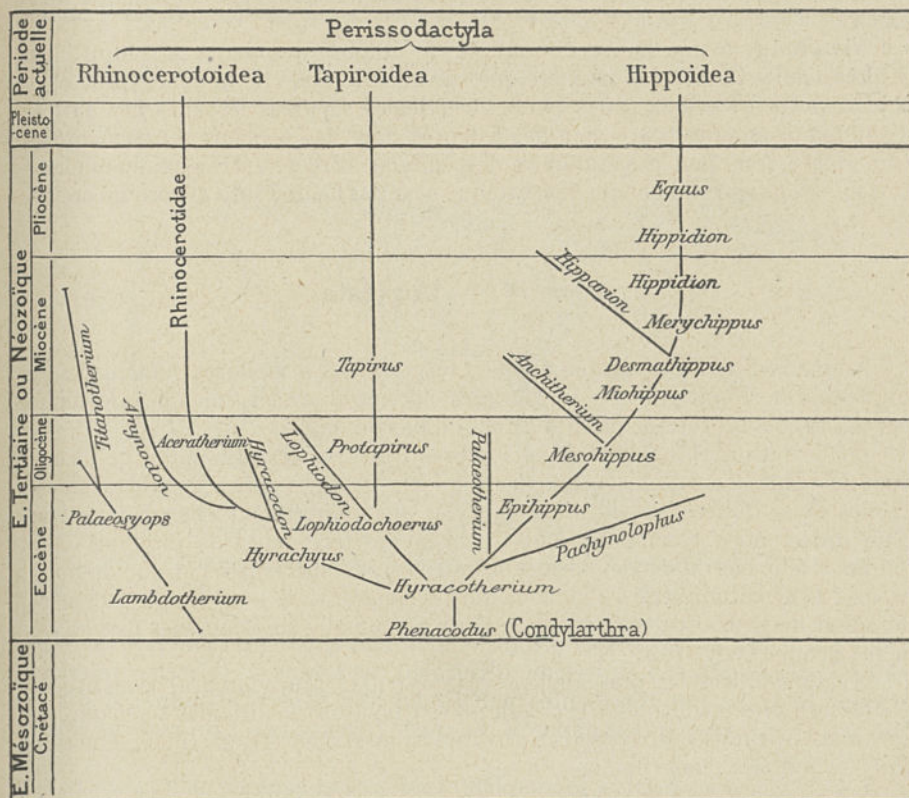


TABLEAU XIII. — Ordre des Ongulés (Périssodactyles).

Cet animal comprend diverses espèces de la taille d'un Renard à celle d'un grand Chien avec denture complète, molaires en partie bunodontes, radius et cubitus séparés, patte antérieure à quatre doigts, postérieure à trois doigts.

Les Hippoidea dérivent d'Hyracotherium (réduction du nombre des doigts, fusion du radius et du cubitus, complication des plis des molaires). Les formes transitoires entre les Chevaux actuels et ces anciens Périssodactyles sont si nombreuses que la généalogie du Cheval a pu être suivie très exactement. Elle forme, comme on l'a dit, la démonstration la plus éclatante, le « cheval de parade » des théories transformistes, et MAX WEBER qualifie de fascinante l'histoire paléontologique des Équidés.

Se basant sur l'évolution de parties isolées et tenant peu compte de la succession géologique, on avait d'abord intercalé dans la lignée des Chevaux des formes qui n'en font pas partie (*Palæotherium*, *Hipparion*, *Anchiterium*) et qui sont simplement des termes de séries parallèles à celle des Équidés, mais non confondues avec elle. On admet actuellement plusieurs séries d'Équidés parallèles entre elles et dont une seule aboutit au genre *Equus*. Le tableau XIII donne les principaux chaînons de cette série qui s'est développée surtout en Amérique, les Chevaux de l'Ancien Monde sont venus par migration à l'époque pliocène. Les Équidés actuels sont divisés en trois genres ou sous-genres : *Equus* « châtaignes » aux quatre membres; *Asinus* et *Hippotigris* (Zèbre) « chataignes » aux membres antérieurs seulement.

Les Tapirs (denture complète, patte antérieure à quatre doigts, postérieure à trois doigts) sont une forme très ancienne et qui a gardé jusqu'à aujourd-

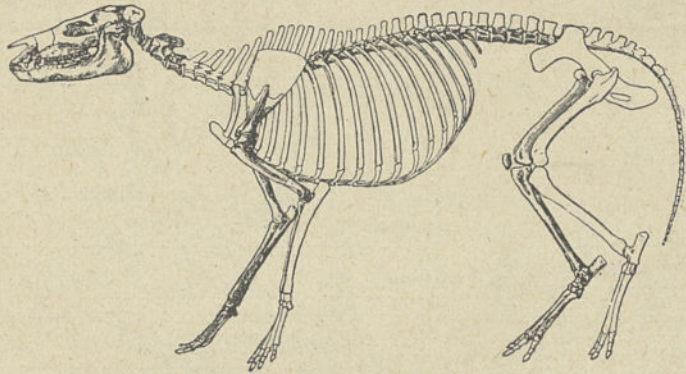


FIG. 301. — *Hyracotherium venticolum*, restauré d'après COPE, emprunté à ZITTEL.

d'hui beaucoup de caractères primitifs. Reliés aussi à *Hyracotherium* par *Lophiodochærus* (Éocène inférieur d'Europe), *Systemodon* (Éocène inférieur d'Amérique), ils sont représentés par *Protapirus* dans l'Oligocène, et dès le Miocène supérieur *Tapirus* apparaît. Le genre *Lophiodon* est un rameau éteint de cette famille.

Les Rhinocéros (denture incomplète, incisives et canines manquant, patte antérieure à trois ou quatre doigts) sont représentés dans le Tertiaire inférieur par des animaux légers et gracieux (*Hyrachyus*) ressemblant plus aux Chevaux qu'aux lourds Rhinocéros qui dérivent sans doute d'*Hyracotherium*; *Hyrachyus* se développe en une famille qui s'éteint dans l'Oligocène avec *Hyracodon*. De la même source (*Hyrachyus*) viennent ensuite des formes plus massives qui constituent un rameau latéral distinct (*Amynodon*), et dès l'Oligocène des animaux à denture jamais complète et dépourvus de cornes (*Aceratherium*); puis diverses espèces à cornes dont la plupart avaient été considérées par CUVIER comme appartenant au genre *Rhinoceros*, mais qui ont été rapportées à une série de genres ou sous-genres si étroitement liés entre eux qu'il est très difficile de les séparer les uns des autres. Il se pourrait que les Rhinocéros actuels dérivent de plusieurs de ces genres distincts et aient ainsi une origine polyphylétique.

On place quelquefois dans le voisinage des Rhinocéros la famille des Titanotheridæ comprenant des Ongulés américains de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène, *Palæosyops*, *Telmatotherium*, *Titanotherium* genre renfermant de nombreuses espèces bien reliées entre elles, dont certaines combinaient les caractères d'un Rhinocéros avec la taille d'un Éléphant. Pour d'autres auteurs cette famille est tout à fait à part.

3. **Artiodactyla.** — Ce sous-ordre, le plus nombreux des Ongulés actuels, renferme aussi les formes les plus spécialisées, caractérisées par des doigts pairs, l'axe du membre passant entre le III^e et le IV^e doigt (membre paraxo-

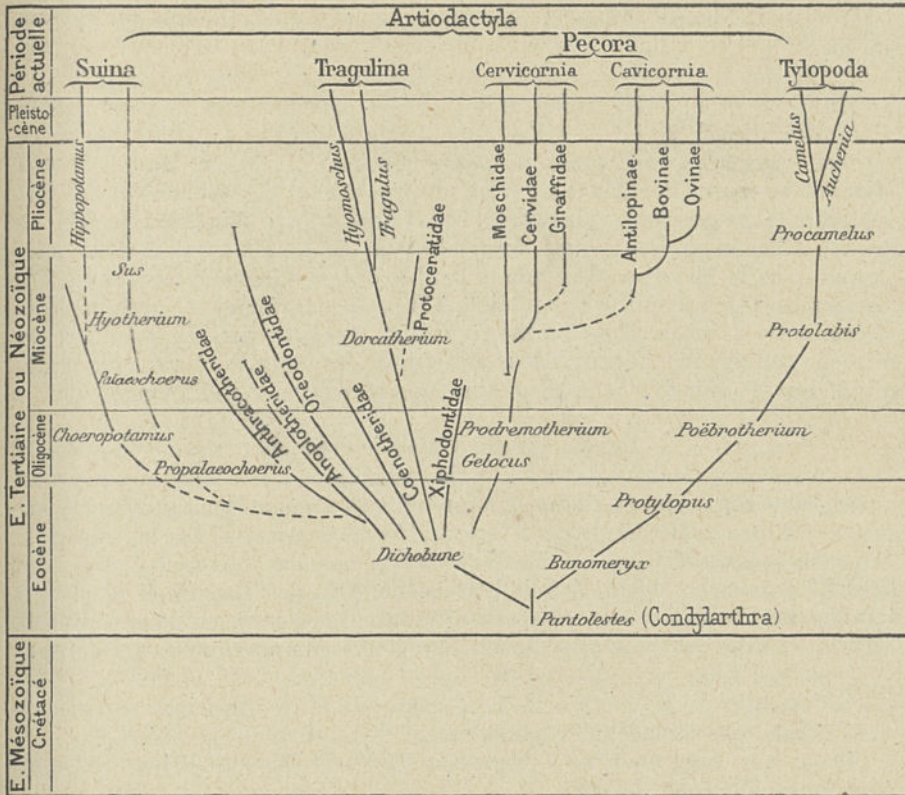


TABLEAU XIV. — Ordre des Ongulés (Artiodactyles).

nique). Se divise en quatre groupes, bien séparés à l'heure actuelle, mais reliés à leur origine, dans les premiers temps de l'époque tertiaire, par des formes mixtes qui rendent leur séparation difficile; ce sont les Suina (non ruminants), les Tylopoda, les Tragulina et les Pecora (ruminants). Tous ces groupes dérivent de Condylarthrés et notamment du genre *Pantolestes* de l'Éocène. Ce dernier fournit entre autres le genre *Bunomeryx*, qui est la souche des Tylopoda, et le genre *Dichobune* qui est à l'origine des autres ruminants (Tragulina, Pecora) et sans doute des Suina par les genres *Anoplotherium* et *Antracotherium*.

A. SUINA. — Non ruminants. Deux familles, Suidæ et Hippopotamidæ.

Cette dernière comprend actuellement un seul genre, *Hippopotamus*. Elle forme une branche latérale des Suidæ qui se relie à cette famille par l'intermédiaire de *Chæropotamus* (Éocène). L'ancêtre commun avec les Suidæ doit être cherché parmi les formes voisines d'*Anthracotheirus* (Éocène). *Hippopotamus*, du Pliocène à nos jours (quatre doigts, les métapodes latéraux encore très développés).

Les Suidæ comprennent cinq genres : *Sus*, *Porcula*, *Potamocheirus*, *Babirussa*, *Phacocheirus* et la petite famille voisine des Pécaries avec le seul genre *Dicotyles*. Ils débutent dans l'Oligocène par *Propalæocheirus*, se continuent par *Palæocheirus*, *Hyotherium*. Le genre *Sus* apparaît dans le Miocène supérieur, les genres *Babirussa*, *Phacocheirus* étaient déjà sans doute séparés dès l'Oligocène.

La liaison des Suidæ avec les formes plus anciennes est mal connue.

Entre le groupe des Suina et les autres Artiodactyles doivent prendre place des formes éteintes, telles que *Anthracotheirus* (Éocène supérieur), espèces à caractères archaïques, peut-être la souche des Suidæ; *Anoplotherium*, Mammifère éocène décrit par CUVIER, se rapprochant des Cochons et des Chevrotains; *Cænotherium*, plus près des Chevrotains; *Xiphodon*, voisin des Pecora. Chacun de ces genres forme le type de familles qui se continuent jusque dans le Miocène, ainsi que la famille des Oreodontidæ caractérisée par des membres très primitifs (cinq doigts à la patte antérieure) et par ses molaires sélénodontes (*Protoreodon*, Éocène supérieur, *Agriochærus*, Miocène, *Oreodon*, Miocène supérieur). *Agriochærus* possédait des doigts pourvus de griffes plutôt que de sabots et constitue ainsi une transition vers les Ongulés.

B. TRAGULINA. — Pas de cornes, canines supérieures très développées; se rapprochent des Cochons, estomac moins compliqué que celui des vrais ruminants; placenta diffus. Ce groupe comprend actuellement deux genres, *Hyomoschus* et *Tragulus*. Il dérive peut-être de *Cryptomeryx* de l'Éocène supérieur. *Dorcatherium* du Miocène est identique à *Hyomoschus* actuel, et l'autre genre actuel *Tragulus* est connu depuis le Pliocène. Près des Tragulinés se place la famille des Protocerotidæ, *Protoceras* (Miocène), avec un crâne qui rappelle celui des *Dinoceras* mais sans autres caractères communs avec ces derniers.

C. PECORA. — Réduction de la denture, absence d'incisives supérieures, deux doigts fonctionnels, très généralement des cornes.

Ce groupe comprend les Cervicornes (Cerfs et Girafes) et les Cavicornes (Antilopes, Moutons, Bœufs).

Les Cervicornes, vrais ruminants, dérivent sans doute de *Gelocus* et de *Prodremotherium* (Éocène), ils commencent dans le Miocène inférieur par des formes sans cornes, *Amphitragulus*, *Dremotherium*, continuées de nos jours par le genre *Moschus*, le seul Cervidé sans ramure. *Micromeryx*, Miocène supérieur, a des bois courts et simples. *Dicrocerus* (Miocène moyen) a une ramure peu abondante (deux ou trois andouillers). Les vrais Cerfs apparaissent dans le Miocène supérieur. Ils comprennent actuellement une soixantaine d'espèces.

Les Girafes, *Giraffa*, *Okapia*, forment sans doute un rameau du phylum des Cerfs; on les trouve à partir du Miocène supérieur représentées par le genre actuel (*Giraffa*) et par des familles ou des genres voisins, *Helladotherium*, *Saomotherium*, desquels on peut rapprocher aussi, bien que moins étroitement, le

genre miocène *Sivatherium*, caractérisé par des bois non caducs ramifiés. Le genre *Okapia*, récemment découvert en Afrique, est intermédiaire entre les Girafes vivantes et le genre *Samotherium*.

Les Caviornes, plus avancés et plus spécialisés que les Cerfs, sont caractérisés par leurs cornes creuses implantées sur une cheville osseuse et non caduques. Les cornes d'*Antilocapra* cependant forment transition vers celles des Cerfs. C'est un groupe actuellement à son apogée et même encore en plein épanouissement, comme le montre son aptitude à former des races. Les Caviornes apparaissent dans le Miocène avec les Antilopes voisins des Cerfs et issus probablement des premiers Cerfs ou des Tragulidæ. Ils forment trois sous-familles : 1^o les Antilopinæ qui comptent plus de cent espèces vivantes et ont apparu dès le Miocène moyen; 2^o les Bovinæ qui dérivent des Antilopinæ et commencent dans le Miocène supérieur; ils forment plusieurs groupes, parmi lesquels celui des Buffles est le plus primitif et se rapproche le plus des Antilopes, tandis que celui des Bœufs proprement dits est le plus spécialisé. Il y a de nombreuses espèces difficiles à séparer en genres à cause de leur facilité à donner des hybrides; 3^o les Ovinæ, Moutons et Chèvres, plus récents et qui apparaissent seulement dans le Pliocène.

D. TYLOPODA. — Denture complète, molaires sélénodontes, deux ou quatre doigts. Ce groupe, qui renferme les Chameaux et les Lamas, commence dans l'Éocène par des formes pourvues de quatre doigts, les deux latéraux réduits (*Protylopus*), *Poebrotherium* (Oligocène), de la taille d'une petite Gazelle, a seulement deux doigts, mais encore deux métapodes distincts, tandis que *Protolabis* (Miocène) montre les métapodes soudés en un canon. *Procamelus*, de la taille d'un Mouton et au-dessus (Miocène supérieur), a la denture plus réduite, il donne dans le Pliocène les genres actuels *Camelus* et *Auchenia* (Lama).

4. **Litopterna.** — Ce sous-ordre est formé exclusivement de fossiles américains allant de l'Éocène inférieur au Pleistocène et comprend des animaux ressemblant extérieurement aux Lamas et aux Chevaux. Les uns possédaient un seul doigt comme les Chevaux (*Toatherium*), et cette spécialisation de la patte s'était produite bien plus tôt que chez les Équidés puisqu'ils datent de l'époque Éocène inférieure. Les autres avaient trois ou cinq doigts : *Proterotherium* (pattes à trois doigts), Éocène; *Macrauchenia* (pattes à trois ou à cinq doigts), animaux à long cou, hauts sur pattes, Pleistocène, formation patagonienne. AMEGHINO rapproche les Litopterna des Périssodactyles dont ils seraient les prolongements. MAX WEBER les regarde plutôt comme une branche spéciale des Ongulés dérivée des Meniscotheridæ.

5. **Ancylopoda.** — Animaux éteints ayant avec des caractères d'Ongulés (dents) des pattes à trois ou cinq doigts dont les phalanges terminales fendues portent, non des sabots, mais des griffes acérées rappelant celles de certains Édentés. *Schizotherium* (Éocène), *Chalicotherium* (Miocène), *Macrotherium* (Miocène). D'après OSBORN ils dérivent sans doute de Condylarthra de la famille des Meniscotheridæ. AMEGHINO recherche leurs prédécesseurs dans les genres *Isotemnus*, *Leontinia* qu'il considère comme appartenant au Crétacé.

6. **Hyracoidea.** — Petits Ongulés plantigrades, pattes antérieures à quatre doigts, postérieures à trois doigts. Os du carpe sériés. Phalanges terminées par des ongles.

L'unique genre de ce groupe, *Procavia* ou *Hyrax*, de la taille d'un Lapin, vit dans les rochers et grimpe aux arbres. Molaires assez semblables à celles du Rhinocéros ou de *Palæotherium*; pas de canines, incisives rappelant celles des Rongeurs. Ce groupe paraît être dérivé des Condylarthrés (*Meniscotherium*), mais manque presque complètement de représentants fossiles. Le seul genre fossile connu, *Pliohyrax*, est du Pliocène.

7. Typotheria. — Petits Ongulés fossiles sud-américains, présentant des caractères d'Ongulés (Hyracoïdes), d'Édentés, de Rongeurs dont ils se rapprochent beaucoup, et même de Lémuriens. *Protypotherium*, Éocène; *Typotherium*, Miocène, petit animal plantigrade pentadactyle sub-ongulé, denture complète avec réduction du nombre des incisives; *Pachyrucus*, disparition des canines; de l'Éocène inférieur au Pleistocène.

8. Toxodontia. — Ongulés fossiles, lourds et généralement de grande taille, présentant des rapports avec les Périssodactyles, les Hyracoïdes, les Proboscidea, les Typotheria, et enfin, mais seulement par convergence, avec les Rongeurs. *Nesodon*, Tertiaire inférieur, plusieurs espèces, de la taille d'une Brebis à celle d'un Rhinocéros, denture complète, dents radiculées; *Toxodon*, Miocène et Pleistocène, de la taille d'un Rhinocéros, denture réduite par l'atrophie des canines supérieures, dents à croissance continue. Les Toxodontia se relie comme les Typotheria aux Hyracoïdes.

9. Proboscidea. — Grands herbivores semi-plantigrades, à cinq doigts, pourvus d'une trompe. Incisives en défenses aux deux mâchoires ou à l'une des deux seulement. Pas de canines. Molaires lophodontes.

Deux espèces vivantes appartenant au genre *Elephas*, *E. indicus* (cinq doigts en avant, quatre en arrière), *E. africanus* (trois doigts seulement). Les Proboscidea apparaissent dans le Miocène (*Dinotherium*, *Mastodon*). Ils rappellent par leur taille et leur squelette les Amblypoda, mais n'en dérivent pas directement, car ceux-ci ont déjà subi des différenciations dans un sens déterminé. Il est plus probable qu'ils dérivent des Condylarthrés. Deux familles :

Dinotheridæ. — Pas d'incisives supérieures, incisives inférieures en défense, recourbées en bas. *Dinotherium*, *D. giganteum* (Miocène), dépassait beaucoup la taille de l'Éléphant. Ce genre n'est pas dans le phylum des Éléphants à cause de sa spécialisation très marquée.

Elephantidæ. — *Mastodon* (Miocène sup.), Éléphant avec généralement deux paires de défenses, supérieures et inférieures. *Stegodon*, molaires festonnées en plis saillants, défenses supérieures seulement; considéré parfois comme intermédiaire entre *Mastodon* et *Elephas*, mais en réalité postérieur à leur séparation. *Elephas*, Défenses supérieures seulement, molaires à collines transversales. Apparaît dans le Miocène supérieur et se continue actuellement par deux espèces, *E. africanus*, *E. indicus*.

AMEGHINO croit trouver l'ancêtre des Proboscidiens dans *Pyrotherium* qui est le plus ancien Mammifère de l'Amérique du Sud, et qui se trouve, dit-on, en compagnie des restes de Dinosauriens dans la formation guaranitique de la République Argentine (ZITTEL). *Pyrotherium* est voisin des Typotheria et des Amblypoda.

ANDREWS a récemment exhumé dans l'Éocène d'Égypte un animal de la

grosseur du Tapir (*Moeritherium*), qui fait peut-être partie de la lignée des Proboscidiens, ainsi que *Palæomastodon* (Miocène inférieur), même contrée.

10. Amblypoda. — Grands Ongulés éteints, semi-plantigrades. Membres avec extrémités courtes et ramassées, à cinq doigts munis de sabots. Os du carpe en rangées alternantes. Denture généralement complète. Molaires lophodontes. Cerveau très petit

Les premiers Amblypodes se rattachent très étroitement aux Créodontes,

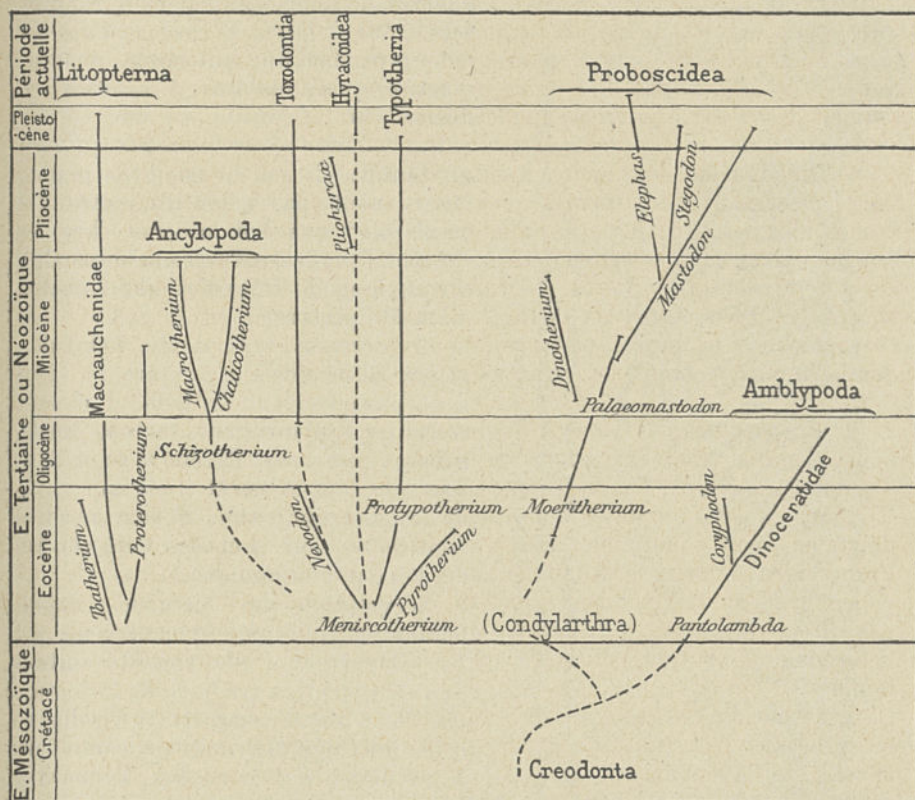


TABLEAU XV. — Ordre des Ongulés (Proboscidiens, Amblypodes, Hyracoidiens, etc.).

ce sont des Créodontes ongulés dont il faut chercher les ancêtres parmi les Trituberculés de la Craie (MAX WEBER). *Pantolambda* (Éocène inférieur), animal de la taille d'un Porc, très voisin des Créodontes et aussi d'un Condylarthré, le genre *Periptychus*. *Coryphodon* (Éocène inférieur) de la taille d'un Bœuf, omnivore, incisives supérieures très saillantes. Une famille de l'Éocène supérieur, celle des *Dinoceratidae*, renferme de nombreuses espèces d'animaux de grande taille (jusqu'à celle d'un Éléphant) dont le crâne volumineux portait trois paires de saillies osseuses, une sur le pariétal, une sur le maxillaire supérieur et une sur le nasal. Cerveau très petit. *Dinoceras*, *Uintatherium*. Les *Coryphodons* et les *Dinoceratés* ont disparu sans laisser de descendants.

ORDRE V. — **Sirenia.**

Animaux aquatiques, membres antérieurs transformés en nageoires, membres postérieurs absents, queue avec nageoire cutanée horizontale. Denture plus ou moins réduite. Peau rude à peu près complètement dépourvue de poils.

Les Siréniens sont des animaux adaptés à la vie aquatique qui viennent cependant à terre, et par conséquent ont leurs membres antérieurs pourvus d'articulations mobiles et capables de fléchir leurs segments les uns sur les autres comme tous les animaux qui progressent sur le sol. Le nombre des phalanges n'est pas augmenté, contrairement à ce que l'on observe chez les Cétacés. Diaphragme presque horizontal, queue longue. Testicules abdominaux, mamelles pectorales.

Ils dérivent sans doute d'Ongulés, comme le prouve leur denture, et viennent probablement du tronc d'où sont sortis les Proboscidiens, mais ils apparaissent déjà dans l'Éocène avec presque tous leurs caractères et il est impossible de désigner plus nettement leurs ancêtres dont ils se sont peut-être déjà séparés dès l'époque mésozoïque.

L'évolution des Siréniens, depuis leurs premiers représentants éocènes, est peu importante, elle consiste surtout dans la réduction graduelle de la denture qui est d'abord complète et voisine de celle des Ongulés primitifs, ensuite dans la réduction des os nasaux, les narines se portant de plus en plus à la partie supérieure de la tête, enfin dans la perte d'épiphyses pour les corps vertébraux et dans la réduction des vestiges des membres postérieurs et du bassin.

Prorastomus, le plus ancien Sirénien connu (Éocène), avait une denture complète. De là l'évolution a suivi deux directions (ZITTEL); l'une, dans laquelle les intermédiaires sont peu nombreux, conduit de *Prorastomus* au genre actuel *Manatus* (Lamantin) par l'intermédiaire

de *Manatherium* du Miocène. *Manatus* se distingue par des incisives et des caninés devenues rudimentaires et sans fonction et par de nombreuses molaires.

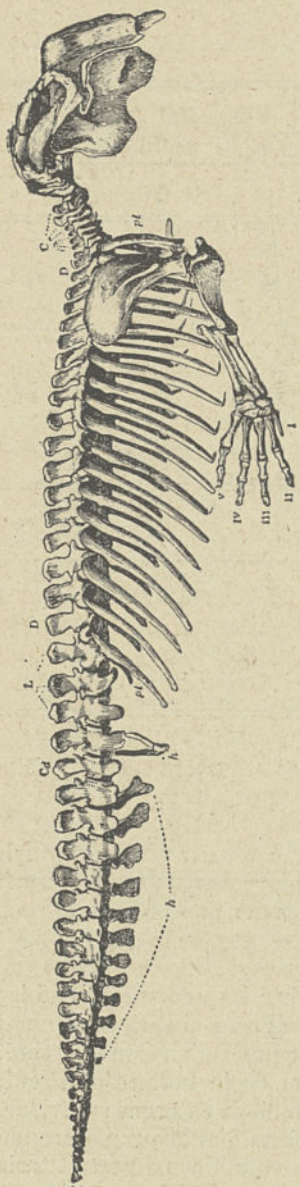


FIG. 302. — *Halicore Dugong*, d'après OWEN, emprunté à ZITTEL.
C., vertèbres cervicales; — Cd., vertèbres caudales; — D., vertèbres dorsales; — h., hémaphysse;
L., vertèbres lombaires; — pl., côtes.

L'autre voie, jalonnée d'intermédiaires nombreux (*Halitherium*, *Metaxytherium*, *Felsinotherium*, *Prohalicore*), se caractérise par une réduction graduelle des molaires, des canines, des incisives inférieures (une paire de canines supérieures se transformant plus ou moins en défenses) et aboutit au genre actuel *Halicore* (Dugong).

Le genre *Rhytina*, exterminé à la fin du ^{xviii}^e siècle, avait une denture encore plus réduite, les molaires étant remplacées chez l'adulte par des plaques cornées.

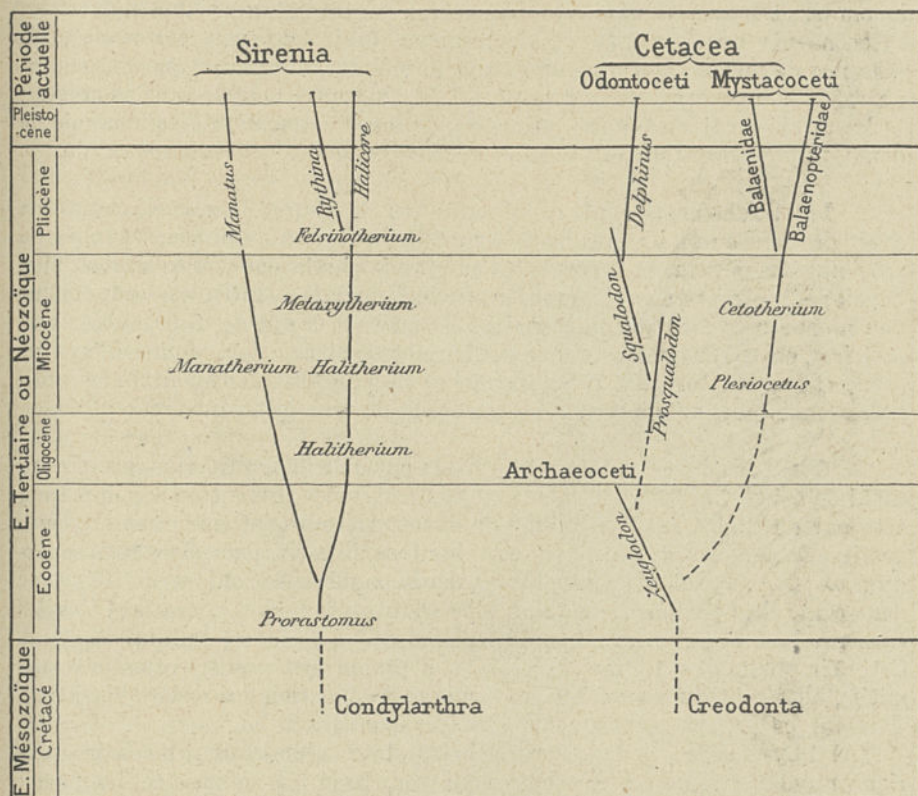


TABLEAU XVI. — Ordres des Siréniens et des Cétacés.

Chez *Halicore* le bassin est représenté de chaque côté par un os styliforme, qui répond à l'ischion et se réunit à celui du côté opposé en une symphyse ventrale. Chez *Halitherium* le bassin comprend de chaque côté un os trifurqué, dont les trois branches correspondant à l'ischion, à l'ilion et au pubis (ces deux dernières très peu développées), se réunissent au niveau d'une cavité cotyloïde. Il y a aussi un fémur rudimentaire en forme de stylet.

ORDRE VI. — Cetacea.

Ce sont les Mammifères les plus complètement adaptés à la vie aquatique, ils ne viennent jamais à terre, même pour se reproduire, contrairement à tous

les autres. Corps pisciforme, membres antérieurs transformés en nageoires, membres postérieurs absents, queue bien développée, terminée par une nageoire cutanée horizontale. Comme chez les animaux exclusivement aquatiques, les segments de leurs membres antérieurs ne se plient point les uns sur les autres. Hyperphalangie plus ou moins marquée par développement indépendant des épiphyses phalangiennes. Diaphragme presque horizontal, testicules abdominaux, mamelles inguinales.

Ils forment un groupe bien distinct, dont la généalogie est absolument inconnue et a suscité des hypothèses très contradictoires. Représentés dès l'Éocène par une forme (*Zeuglodon*) qui possédait leurs caractères essentiels (absence de membres postérieurs, corps pisciforme, etc.), bien que présentant un crâne et une denture moins spécialisés, ils constituent trois sous-ordres : 1° les Archæoceti ou Cétacés primitifs; 2° les Odontoceti, Cétacés munis de dents, et 3° les Mystacoceti, Cétacés munis de fanons.

1. Les **Archæoceti** sont représentés par le genre *Zeuglodon*. *Zeuglodon* avait des fosses nasales presque horizontales, ouvertes au niveau de la partie moyenne du museau et recouvertes en grande partie par des os nasaux bien développés (caractère des Mammifères ordinaires); de même leurs dents étaient peu nombreuses (36) et comprenaient 3 incisives, 1 canine, 5 prémolaires et molaires, ces dernières à couronné dentelée et munies de deux racines. Par leur crâne et leur denture les *Zeuglodontes* se rapprochent des Mammifères ordinaires, mais leurs autres caractères sont ceux de vrais Cétacés.

2. **Odontoceti**. — La tête est terminée par un rostre plus ou moins allongé muni de dents. Les fosses nasales sont verticales et s'ouvrent au sommet de la tête par un orifice externe unique ou évent. La peau est nue avec quelques vestiges de poils ou présente dans certains Dauphins (*Neomeris*) de petites plaques osseuses. Les dents sont plus ou moins nombreuses et peuvent dépasser deux cents chez quelques Dauphins; elles sont toutes égales, coniques et simples (denture homœodonte) et ressemblent beaucoup à celles de certains Reptiles. Cette simplicité et cette multiplicité des dents ne sont pas des caractères primitifs, elles sont dues au contraire à une multiplication des dents primitives.

Dans ce groupe se trouvent plusieurs familles :

(A) **Physeteridæ**. — *Physeter* (Cachalot), tête volumineuse, maxillaire inférieur muni de nombreuses dents coniques, 20 à 25 mètres de longueur; *Kogia*, Cachalot de petite taille (5-6 mètres); *Ziphius*; *Hyperoodon*, une ou deux paires de dents fonctionnelles dans le maxillaire inférieur.

B. **Delphinidæ**, comprenant 19 genres et 100 espèces. — Dents nombreuses aux deux mâchoires. Nous citerons les genres *Monodon* (Narval), une dent transformée en longue défense droite à la mâchoire supérieure chez le mâle; *Phocaena* (Marsouin); *Globicephalus*; *Orca*; *Delphinus* dans lequel on trouve le pygmée des Cétacés actuels, *D. minutus*, moins d'un mètre de longueur.

C. **Platanistidæ**. — Cétacés à museau allongé et à dents nombreuses, vivant dans les grands fleuves, *Platanista* du Gange; *Pontoporia*; *Inia* du fleuve des Amazones et de l'estuaire de la Plata.

D. **Squalodontidæ**. — Les genres anciens de la famille des *Squalodontidæ*, *Prosqualodon* de l'Éocène et *Squalodon* du Miocène forment la transition entre les *Odontoceti* actuels et les *Archæoceti*, car ils ont les narines ouvertes directement en haut, à la base du rostre et par suite les os nasaux très réduits

comme les Odonceti, mais des dents semblables à celles des *Zeuglodon*, quoique plus nombreuses (3 incisives, 1 canine, 4 prémolaires uniradiculées, 7 molaires biradiculées, en tout 60 dents). Des Dauphins véritables se rencontrent dans le Miocène et les types les plus spécialisés des Odontoceti (tels que *Ziphius*) existent déjà dans le Pliocène.

3. Mystacoceti. — Pas de dents chez l'adulte, fanons portés par la mâchoire supérieure, deux orifices nasaux externes, pas de symphyse mandibulaire. Les fosses nasales sont moins verticales que chez les Odontoceti et moins régressées. Deux familles :

A. Balænopteriidæ; avec une tête relativement petite, une nageoire dorsale cutanée, des plis jugulaires bien marqués et des fanons courts : *Balænoptera* (Rorqual), fanons peu développés, diverses espèces mesurant de 11 à 30 mètres de longueur. *B. rostrata*, *B. Sibbaldii*; *Megaptera*; *Rachinaectes*.

B. Balænidæ. — Pas de nageoire dorsale, tête très grosse formant plus du quart de la longueur totale, fanons très longs. Ce sont les plus spécialisés des Cétacés; leur tête énorme, avec ses fanons allongés et le grand cadre formé au-dessous d'eux par les mandibules, est adaptée exclusivement à la cueillette des petits animaux qui forment leur nourriture. Il y a environ une trentaine d'espèces. *Balæna*, diverses espèces, 15 à 20 mètres de longueur. *Neobalæna*, petits animaux longs seulement de 5 à 6 mètres.

Les Mystacoceti apparaissent dans le Miocène avec des Balænopteriidæ de taille relativement petite, *Plesiocetus*, *Cetotherium*, dont certains (*Plesiocetus*), par l'allongement des os pariétaux, rappellent encore des Archæoceti. Les vrais Balænidæ ne sont connus que dans le Pliocène (*Balæna*).

La paléontologie ne fournit guère de données sur les origines des Cétacés, le type général étant déjà constitué dès les plus anciens connus (*Zeuglodon*).

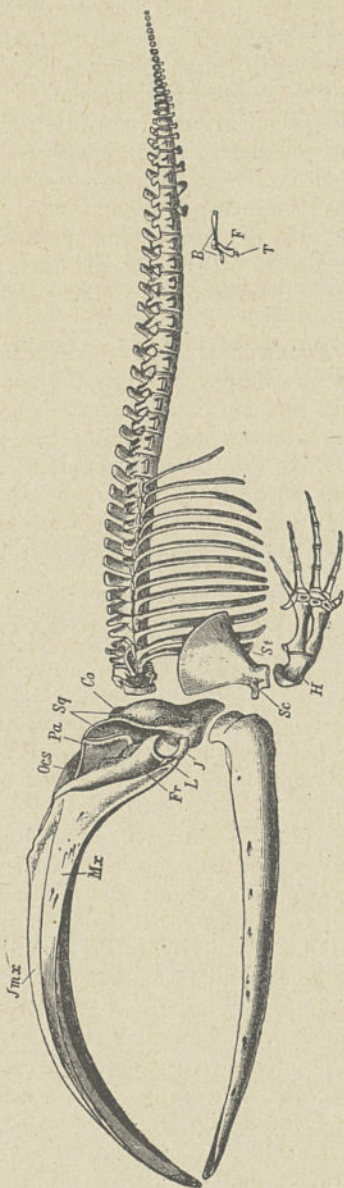


FIG. 303. — *Balæna mysticetus*, d'après CLAUD, emprunté à ZITTEL.

B., bassin; — Co., condyle occipital; — F., fémur; — Fr., frontal; — H., humérus; — Jmx., intermaxillaire; — J., jugal; — L., lacrymal; — Mx., maxillaire supérieur; — Oc. s., occipital supérieur; — Pa., parietal; — Sc., scapulum; — Sq., squamosal; — St., sternum; — T., tibia.

Aussi les hypothèses sur leur généalogie sont-elles nombreuses et discordantes. On les a fait venir : 1° d'Ongulés ; 2° de Mammifères primitifs disparus dont ils seraient les descendants directs ; 3° de Carnivores. Cette dernière hypothèse a été très poussée, on a imaginé que les Cétacés proviendraient d'animaux voisins des Phoques, dans lesquels les membres postérieurs dirigés en arrière auraient entièrement disparu, sauf la peau qui fournirait les moitiés de la nageoire caudale. Dans cette hypothèse on ne tient pas compte de la longueur de la queue qui, chez les Cétacés, comprend toujours de 18 à 30 vertèbres, tandis que chez les Phoques la queue est très courte relativement aux autres parties de la colonne, et ne compte guère que 14 vertèbres au maximum.

Naturellement, on fait dériver les Mystacoceti des Odontoceti en se basant sur la présence des dents chez le fœtus des Baleines. Cependant HAECKEL, KÜKENTHAL considèrent ces groupes comme bien distincts et nés de deux ordres différents, leurs caractères communs étant dus à la convergence.

Certains auteurs pensent que les Cétacés sont issus de Créodontes très primitifs à un moment où la séparation des Ongulés n'était pas encore parfaite, ce qui expliquerait la possession de caractères d'Ongulés.

ORDRE VII. — Creodonta.

Ce groupe, souvent considéré comme un simple sous-ordre des Carnivora, est constitué de séries de formes allant de l'Éocène inférieur au Miocène moyen et qui présentent des affinités multiples avec les Condylarthra, les Insectivora, les Carnivora et les Marsupialia. Les Creodonta ne diffèrent des Condylarthra que par leurs dents plus nettement carnivores et leurs phalanges terminales toujours en griffes. Leurs affinités avec les Insectivores s'expliquent par les caractères de leurs dentures qui sont très voisines ; elles sont aussi marquées avec les Marsupiaux dont ils diffèrent cependant par la présence de plusieurs dents de lait. Enfin, ils passent si graduellement aux Carnivores par l'appropriation de plus en plus parfaite de leur denture à un régime exclusivement carnivore et par les transformations de leurs membres, qu'on ne peut les séparer d'eux en aucune manière. A cause de cela, certains auteurs appellent les Creodonta, Carnivora primitiva (WINGE) et ne les séparent point des Carnivora vera.

Les Creodonta possédaient comme caractères primitifs une denture complète avec 44 dents, pas de carnassière, des molaires tranchantes ou tuberculeuses, une queue longue, un trou épicondylien à l'humérus, des membres courts plantigrades à cinq doigts, rarement quatre, avec les os du carpe, dont un central, distincts.

Les Creodonta présentaient plusieurs familles distinctes, de sorte que les différentes familles de Carnivores actuels avaient déjà commencé à se différencier sous l'état de Créodontes.

Principaux genres : *Arctocyon* de l'Éocène inférieur de Reims, avec des molaires bunodontes, semblables à celles de *Phenacodus* ; *Mesonyx* (Éocène, Miocène moyen) ; *Proviverra* (Éocène) qui appartiendrait peut-être avec *Miacis* (Éocène) à la souche de la plupart des Carnivores actuels ; *Palæonictis* (Éocène), à crâne court et arrondi, peut-être l'ancêtre des Felidæ ; *Patriofelis* considéré par certains comme l'ancêtre des Pinnipèdes.

ORDRE VIII. — Carnivora.

Cet ordre comprend de nombreuses espèces, environ 250, adaptées à des genres de vie très divers, terrestre, arboricole, aquatique, se nourrissant presque toujours de chair qui constitue l'aliment exclusif d'un grand nombre d'entre elles. La denture est complète, mais les molaires tendent à se réduire en nombre; il n'y a jamais moins de quatre doigts. Le semi-lunaire et le sca-phoïde sont toujours soudés. Ils se divisent en deux sous-ordres : 1^o Fissipedia; 2^o Pinnipedia.

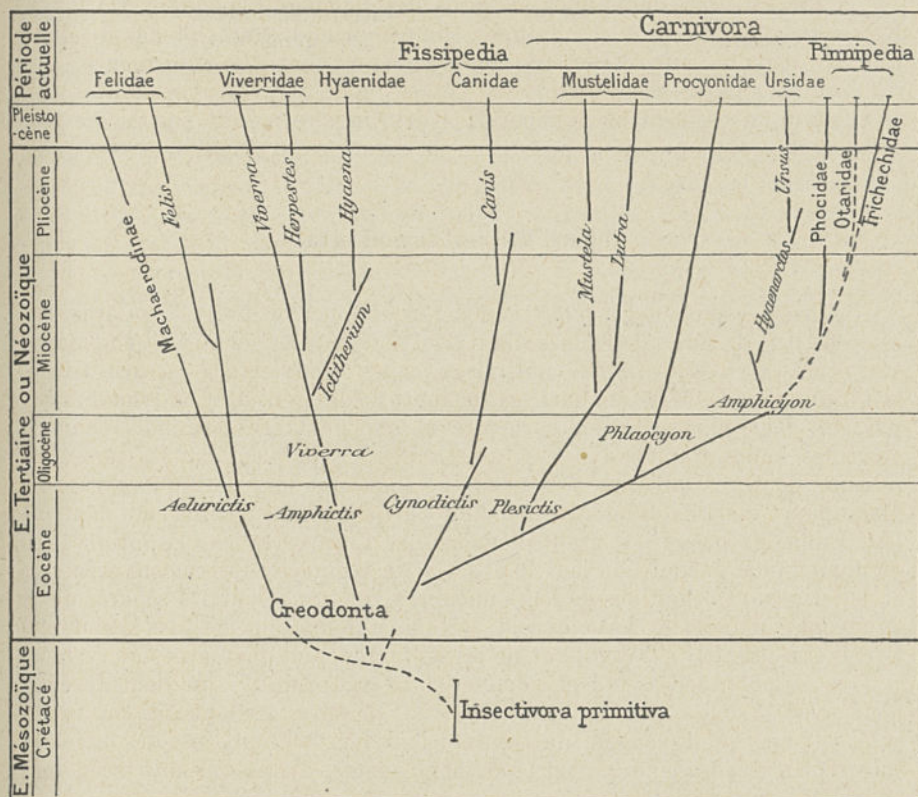


TABLEAU XVII. — Ordre des Carnivores.

1. **Fissipedia.** — Les Fissipèdes, caractérisés par leurs doigts libres, ou en tous cas jamais allongés en rames, forment plusieurs familles :

Les Canidæ à crâne allongé, digitigrades, à griffes non rétractiles, 5 doigts à la patte antérieure, 4 en arrière, conservent les caractères primitifs. Ils se manifestent dès l'Éocène (*Cynodictis*) pour se continuer par divers genres dans le Miocène et jusqu'à nos jours. Le genre *Canis* date du Pliocène inférieur et se divise en deux groupes distincts, celui des Loups (*Thooidea*) et celui des Renards (*Alopecoidea*); *Cyon*, Chien sauvage de l'Inde, *Otocyon*; *Lycan*.

La famille des Mustelidæ qui commence à l'Éocène avec *Plesictis* comprend les genres *Mustela* (Martre), *Meles* (Blaireau), *Lutra* (Loutre); un genre voisin des Loutres, *Enhydris*, est adapté à la vie marine et n'aurait pas beaucoup à faire pour devenir semblable à un Pinnipède (BEDDARD).

La famille des Ursidæ est plus jeune, elle apparaît dans le Miocène inférieur avec le genre *Amphicyon*, puis viennent *Hyaenarctos* du Miocène supérieur, *Ursus* du Pliocène qui se continue de nos jours avec diverses espèces.

La famille des Procyonidæ, *Procyon* (Raton), *Cercoleptes* (Kinkajou), *Nasua*, est très voisine de celle des Ursidés.

La famille des Viverridæ ou Civettes, une des plus nombreuses des Carnivores, renferme environ 60 espèces d'animaux de taille petite ou moyenne. Elle est très ancienne et remonte jusqu'à l'Éocène (*Amphictis*). *Viverra*, *Eupleres*, *Herpestes*, *Cryptoprocta*, qui réunit Viverridés et Félidés. A ce même groupe se rattache par *Ictitherium* la famille des Hyænidæ, peu nombreuse, *Hyaena*, *Proteles*.

Enfin vient la famille des Felidæ les plus exclusivement carnassiers et dont la denture, réduite quant aux molaires, est surtout coupante, ce qui, avec les griffes rétractiles et mises ainsi à l'abri de l'usure, fait de ces animaux des bêtes de proie par excellence, s'attaquant à des êtres pleins de vie et ne se contentant pas de proies mortes. Les Felidæ remontent à l'Éocène par *Aelurictis*. Le genre *Felis* existe dès le Miocène. Les Felidæ descendent probablement du Créodonte *Palæonictis* comme les Machærodontidæ qui forment un rameau distinct de grands carnassiers à canines énormes, en sabres, éteints pendant le Pleistocène.

2. Pinnipedia. — Carnivores adaptés à la vie aquatique, membres transformés en nageoires par allongement des doigts et palmure. La dentition de lait est faible et tombe de bonne heure, il y a tendance à l'homœodontie.

Diverses formes jalonnent les étapes d'une évolution de plus en plus spécialisée à la vie marine. Les moins évolués sont les Otaries (*Otaria*) qui possèdent une oreille externe, des ongles rudimentaires, et qui se meuvent à terre avec facilité, grâce à leurs quatre membres. Les Morses (*Trichechus*) n'ont pas d'oreille externe, leurs canines supérieures forment de longues défenses dirigées en bas. Ils se meuvent aussi sur le sol à l'aide de leurs quatre membres. Enfin les Phoques sont les plus évolués, ils n'ont pas d'oreille externe et leurs membres postérieurs soudés à la queue de chaque côté sont absolument inefficaces dans la marche sur le sol, qui est peu aisée et se fait seulement à l'aide des membres antérieurs. *Phoca*, *Cystophora*, *Monachus*, *Macrorhinus*, etc.

Les Pinnipèdes dérivent sans doute d'une forme ancestrale commune avec les Ursidæ, telle que *Amphicyon*; mais la Paléontologie n'apporte guère d'éclaircissements à leur généalogie, leurs plus anciens débris sont du Miocène supérieur et appartiennent à des Phoques; des Morses ont été rencontrés dans le Pliocène, les Otaries ne sont connues que depuis le Pleistocène.

ORDRE IX. — Tillodontia.

On réunit dans cet ordre des Mammifères entièrement disparus, de l'Éocène inférieur, qui ont été considérés comme ancêtres des Rongeurs.

Ils sont caractérisés par une denture complète, des membres plantigrades à

cinq doigts terminés par des griffes, un trou entépicondylien à l'humérus, un troisième trochanter au fémur, un cerveau petit.

L'énumération de ces caractères montre qu'ils se rapprochent à la fois des Creodonts, des Condylarthra et des Insectivora.

Les trois genres suivants montrent une réduction progressive de la denture : *Esthonyx*, petit animal de l'Éocène inférieur, de la taille d'une Martre, pourvu d'une denture complète, avec deux incisives supérieures, dont la première est déjà réduite (rapproché par COPE des Insectivores); *Anchippodus* a la première incisive supérieure encore plus réduite; *Tillotherium*, animal de l'Éocène moyen pouvant atteindre la taille d'un Tapir ou celle d'un Ours; la denture est encore complète, mais les canines sont très petites et une paire d'incisives supérieures et une paire d'inférieures recouvertes d'émail sur leur face antérieure seulement, s'usent en biseau sur leur face postérieure comme celle des Rongeurs et présentent comme chez ces derniers une croissance continue.

« La liaison des Tillodontia avec les Rongeurs est très problématique, ils peuvent cependant donner une bonne idée de la manière dont se produisit la réduction de la denture des Rongeurs. » (MAX WEBER).

ORDRE X. — Rodentia.

Les Rongeurs forment un groupe très homogène et très nettement délimité, qui renferme un grand nombre d'espèces vivantes (plus de 900). Ce sont des animaux de taille généralement petite ou moyenne, caractérisés par une denture sans canines, des incisives en biseau à croissance continue, des membres planigrades généralement à cinq doigts terminés par des griffes.

Ils se divisent en deux sous-ordres : 1^o Duplicidentata; 2^o Simplicidentata.

1. Duplicidentata. — Ce sont les Rongeurs qui conservent le plus de caractères primitifs en ce que le péroné s'articule encore avec le calcaneum et que chez le nouveau-né il y a encore trois paires d'incisives supérieures, mais la paire externe disparaît tandis que la seconde paire restée petite se place derrière la paire moyenne, seule fonctionnelle, d'où leur nom. A la mâchoire inférieure il y a une seule paire d'incisives.

Ce groupe connu dès le Miocène inférieur (*Palæolagus*) comprend seulement deux familles, les Leporidae et les Lagomyidae. La première, caractérisée par de longues oreilles et la présence d'une queue, comprend actuellement deux genres, *Lepus* et *Romerolagus*. Dans le genre *Lepus*, on distingue les Lièvres à leurs pattes postérieures plus longues, des Lapins à jambes plus courtes. La famille des Lagomyidae est formée d'animaux plus petits que les précédents et sans queue. Il y a un seul genre, *Lagomys* ou *Ochotona*, avec 16 espèces.

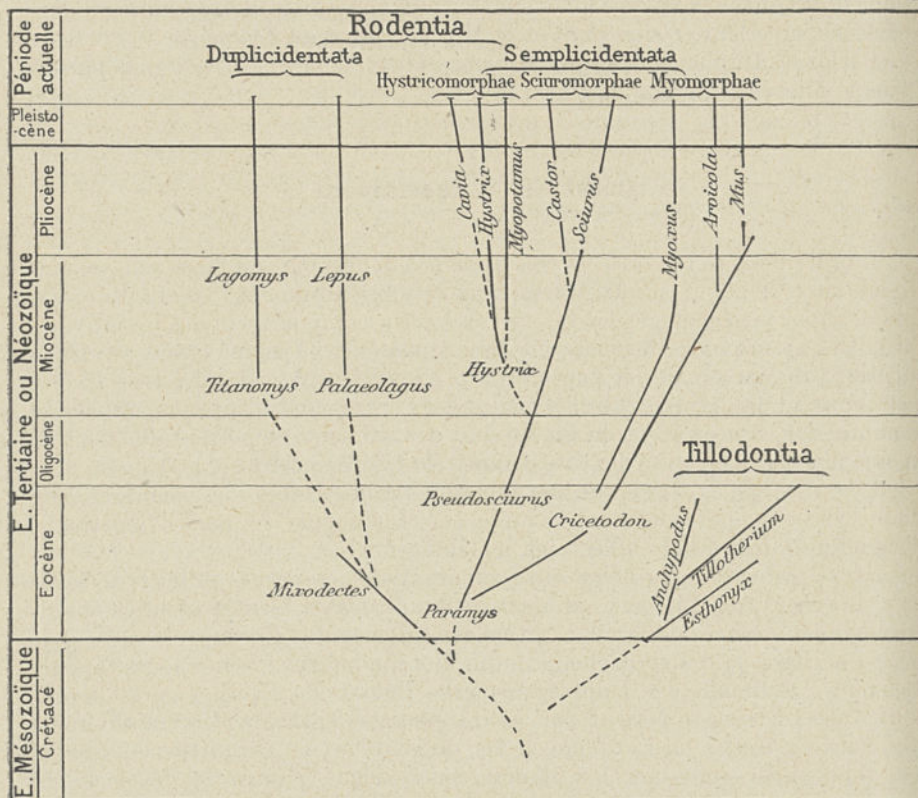
2. Simplicidentata. — Contrairement au précédent, ce sous-ordre est excessivement riche en espèces puisqu'il renferme tout le reste des Rongeurs. Il est caractérisé par la présence d'une seule paire d'incisives à la mâchoire supérieure comme à l'inférieure. Le péroné ne s'articule pas avec le calcaneum. Les Simplicidentés sont divisés en un grand nombre de familles réunies en trois groupes qui sont :

A. Les Sciuromorphes, comprenant les genres *Sciurus* (Écureuil); *Sper-*

mophilus; *Cynomys* (Chien des Prairies); *Arctomys* (Marmotte); *Castor*, *C. Fiber* (Castor); les Écureuils volants passablement différents les uns des autres, tels que *Anomalurus*, *Sciuropterus*, *Pteromys*, etc.

B. les Myomorphes très riches en genres, parmi lesquels nous citerons seulement *Arvicola* (Campagnol); *Cricetus* (Hamster); *Myoxus* (Loir); *Mus* (Rat, Souris); *Gerbillus* (Gerbille); *Spalax* (Rat, Taupe); *Dipus* (Gerboise), etc., etc.

C. Les Hystricomorphes, qui comprennent les plus grands des Rongeurs actuels. *Cavia* (Cobaye), les ongles ont presque la forme de sabots. *Myopo-*



TARLEAU XVIII. — Ordre des Rongeurs.

tamus (Myopotame); *Hydrochærus*, *H. capybara*, long de plus d'un mètre; *Dasyprocta* (Agouti); *Hystrix* (Porc-épie), etc.

Les Rongeurs forment un groupe ancien qui a fort peu évolué depuis le Tertiaire inférieur, car on observe seulement à l'époque actuelle une réduction des prémolaires et une complication des molaires plus communes que dans les anciennes formes.

Les Duplicidentés ont les caractères les plus primitifs, mais on ne les rencontre qu'à partir du Miocène inférieur, tandis qu'il y a des Semplicidentés typiques (*Paramys*) dans l'Éocène inférieur. Il y a donc lieu de penser que la

séparation des deux sous-ordres s'est faite avant le Tertiaire le plus inférieur, à la fin de la période mésozoïque. Le genre *Mixodectes* de l'Éocène inférieur qui a été longtemps regardé comme un Primate, fait-il partie des formes mixtes qui relient les Duplicités aux Insectivores primitifs? Parmi les Simplicidés, les Sciuromorphes occupent une place centrale et sont les plus primitifs; *Sciurus* date de l'Éocène supérieur. *Castor* est du Pliocène. *Pseudosciurus*, de l'Éocène supérieur forme peut-être un intermédiaire entre les Sciuromorphes et les Hystricomorphes. Parmi ceux-ci, *Megamys* (du Pliocène supérieur au Pleistocène) avait la taille d'un Bœuf; *Castoroides ohioiticus* (Pleistocène) avait la taille d'un Ours. Les Myomorphes sont les plus spécialisés, ils apparaissent dans l'Éocène supérieur (*Cricetodon*) et le Miocène inférieur (*Eumys*).

Parmi les Duplicités, les *Lagomys* étaient déjà distincts des Léporidés dans le Miocène inférieur.

ORDRE XI. — Insectivora.

L'ordre des Insectivores est très difficile à définir parce qu'il se relie à l'état fossile aux Créodontes, aux Marsupiaux et aux Prosimiens. Ses affinités s'expliquent par la généalogie des Insectivores actuels qui dérivent des Insectivores primitifs, mésozoïques, lesquels ont donné naissance en même temps aux Créodontes, aux Marsupiaux et peut-être aux Prosimiens. L'ordre des Insectivores est composé de diverses familles mal reliées entre elles à l'époque actuelle et comprenant environ 230 espèces. Ce sont des animaux de petite taille, plus ou moins plantigrades, avec denture complète du type généralisé, atteignant souvent le nombre de 44 dents, des molaires trituberculées, des membres pentadactyles. Quelques-uns ont comme les Marsupiaux le palais fenêtré et l'angle de la mandibule infléchi en dedans.

Ils se présentent au début du Tertiaire avec des formes primitives, telles que *Adapisorex* de l'Éocène inférieur de Reims, *Ictops*, bientôt éteintes et suivies par des ancêtres de familles actuelles. *Talpavus* de l'Éocène supérieur, puis *Talpa* et *Myogale* qui se prolongent du Miocène inférieur à nos jours, appartiennent à la famille des Talpidæ. Celle des Erinacéidæ (Hérissons) est représentée dès l'Éocène supérieur par *Neurogymnurus* et dès le Miocène inférieur par *Palæoerinaceus* qui ne diffère en rien du genre actuel *Erinaceus*. Ce dernier est donc un des plus anciens Mammifères, puisque *Tapirus* et *Hyomoschus* datent seulement du Miocène moyen. La famille des Musaraignes (Soricidæ) se montre dès l'Éocène supérieur avec le genre *Amphisorex*, tandis que *Sorex* actuel se retrouve depuis le Miocène inférieur. Les Insectivores se divisent en deux sous-ordres : 1^o Insectivora vera; 2^o Dermoptera.

1. Insectivora vera. — Les caractères de l'ordre. Comprennent plusieurs familles. Les principaux genres sont *Erinaceus* (Hérisson); *Centetes* (Tanrec); *Potamogale* adapté à la vie aquatique; *Chrysochloris* (Taupe du Cap), adaptée à la vie fouisseuse comme la Taupe mais suivant un autre mode et ne présentant pas comme cette dernière la projection des membres antérieurs sous le cou, en avant du thorax; *Macroscelides* pourvu d'une sorte de trompe; *Talpa* (Taupe), yeux cachés sous la peau; *Myogale* (Desman); *Sorex* (Musaraigne); *Tupaja*, sorte d'Écureuil, insectivore et frugivore.

2. Dermoptera. — Ce sous-ordre est représenté par un seul genre, *Galeopithecus*, dont on fait parfois un ordre distinct. Les Galéopithèques possèdent une membrane (patagium) étendue de la nuque aux membres antérieurs, de ceux-ci aux postérieurs, et de ces derniers à la queue. Ce patagium est puissant et pourvu de muscles, il tient le milieu entre celui des Chauves-Souris (bien que la patte garde la forme ordinaire) et celui des Écureuils volants. Les Galéopithèques, dont la situation taxonomique est l'objet de nombreuses controverses, se rattachent sans doute à la famille des Tupajidae (Insectivores). La Paléontologie est muette à leur égard.

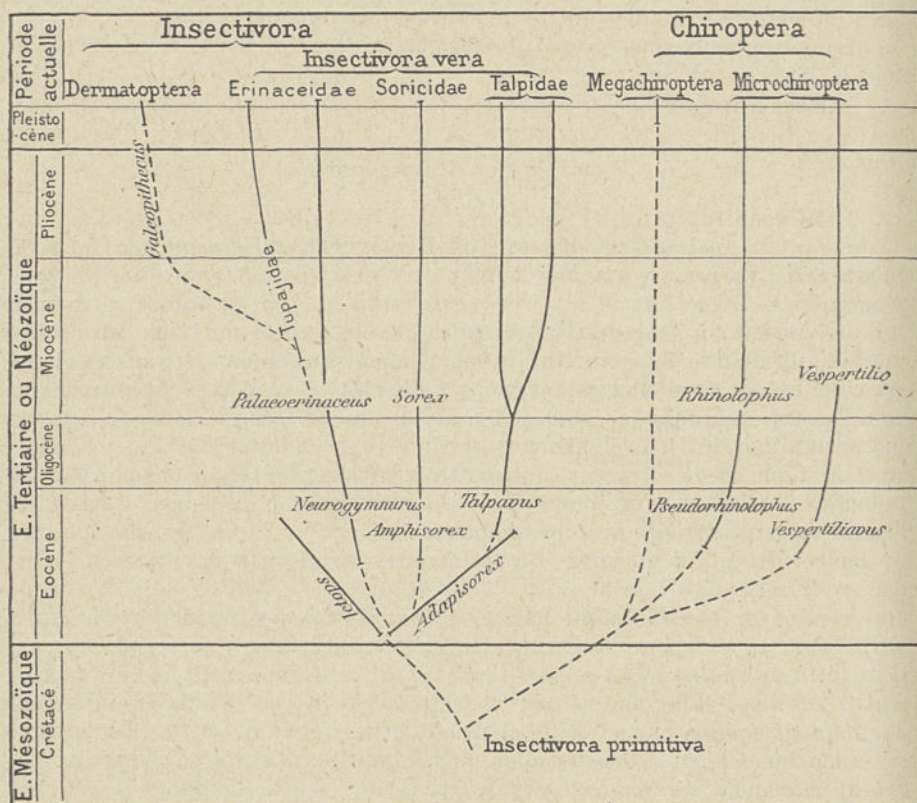


TABLEAU XIX. — Ordres des Insectivores et des Chiroptères.

ORDRE XII. — Chiroptera.

Les Chiroptères sont caractérisés par le développement de leur membre antérieur transformé en organe du vol. Leur denture est complète avec molaires sécodontes ou bunolo-phodontes; tête petite avec museau plus court que celui des Insectivores, orbites communiquant largement avec la fosse temporale; thorax bien développé, deux ou trois vertèbres sacrées, queue grêle plus ou moins longue. Le membre antérieur est très développé; il y a une clavicule

forte, le sternum présente une crête pour l'insertion des pectoraux, l'avant-bras est toujours au moins d'un tiers plus long que le bras, le cubitus est réduit à sa partie proximale en forme d'un stylet bientôt soudé au radius, la rangée proximale des carpiens est fusionnée en un seul os, la distale offre quatre osselets. Parmi les cinq doigts le pouce relativement court et opposable se compose d'un métacarpien et de deux phalanges, la dernière avec griffe; les quatre autres doigts sont énormément allongés et forment quatre baguettes de soutien pour le patagium. Ce dernier s'étend aussi d'habitude entre la jambe et la queue.

Les Chiroptères forment un groupe peu varié, ne comprenant pas des types bien différents les uns des autres, mais très riche en espèces (jusqu'à 600); ils se divisent en deux sous-ordres : 1^o Megachiroptera; 2^o Microchiroptera.

1. Megachiroptera. — Frugivores, d'assez grande taille. *Pteropus* (Roussette ou Renard volant), envergure environ 1 m. 50, *P. edulis*; *Pteralopex*; *Cynonycteris*, etc.

2. Microchiroptera. — Insectivores, de petite taille, se répartissent en plusieurs familles, parmi lesquelles nous citerons les genres *Rhinolophus*, *Nycteris*, *Vespertilio*, *Vesperugo*, *Plecotus*, *Miniopterus*, etc. Dans la famille des Phyllostomatidæ se trouve le genre *Vampyrus* que l'on pensait à tort se nourrir exclusivement du sang des Vertébrés à sang chaud. Les animaux qui offrent ce singulier genre de nourriture appartiennent aux genres *Desmodus* et *Di-phylla* et présentent des adaptations multiples en rapport avec ce régime : absence de molaires, une seule paire d'incisives supérieures destinées à percer la peau de leurs victimes, pharynx et estomac de calibre réduit.

Les Chiroptères dérivent sans doute d'Insectivores primitifs, mésozoïques, pourvus d'un patagium comme les Galéopithèques, mais celui-ci s'est transformé par participation des doigts à son soutien. Cette transformation a permis d'entraîner avec lui maintes corrélations des diverses parties

ès l'Éocène par des genres voisins des actuels, et qui, en tout, complètent les caractères du groupe et ne forment aucune des types terrestres dont on peut théoriquement les faire dériver, que l'abîme qui sépare les Chiroptères des autres Mammifères n'est entièrement comblé par les fossiles (ZITTEL). On trouve dans l'Éocène supérieur *Pseudorhinolophus*, *Vespertiliavus*, etc., dans le Miocène les genres actuels *Vespertilio*, *Vesperugo*, *Rhinolophus*.

ORDRE XIII. — PRIMATES.

Le terme Primates fut créé par LINNÉ pour désigner un groupe de Mammifères comprenant les Paresseux, les Chiroptères, les Lémuriens, les Singes et l'Homme. On retira d'abord de ce groupe les Paresseux et les Chiroptères, puis d'autres auteurs réservèrent le nom de Primates aux Singes seuls, ou même à une partie de ces derniers, c'est-à-dire aux Anthropomorphes et à l'Homme (SELENKA). Cependant, comme de nombreux caractères communs unissent les Lémuriens et les Singes, qui descendent vraisemblablement d'ancêtres communs, il est bon de les réunir les uns aux autres, et le nom de Primates

convient très bien pour désigner ce groupement. Quelle valeur taxonomique faut-il attribuer à cette division?

BEDDARD considère les Primates comme un ordre qu'il divise en deux sous-ordres, les Lemuroidea ou Lémuriens et les Anthropoidea ou Singes.

Nous conserverons cette division comme cadre en rappelant toutefois que pour la majorité des auteurs français et allemands, chacun des sous-ordres qu'elle admet possède la valeur d'un ordre susceptible d'être lui-même divisé en groupes de l'importance de sous-ordres.

Les caractères des Primates sont les suivants : animaux plantigrades, pentadactyles, doigts munis de griffes ou d'ongles plats, pouce et gros orteil le plus souvent opposables, os du carpe libres avec généralement un central distinct, radius et cubitus toujours libres. Orbite avec au moins un cercle osseux complet. Denture complète.

Lemuroidea ou Prosimiæ.

Animaux arboricoles, insectivores, frugivores ou omnivores. Pattes généralement à cinq doigts munis d'ongles ou de griffes. Denture complète, molaires bunolophodontes, à 3, 4 ou 5 tubercules.

Les Lemuroidea correspondent aux Prosimiens de beaucoup d'auteurs. Ce sont des animaux généralement de petite taille, limités actuellement, mais non à l'état fossile, à Madagascar, à l'Afrique Occidentale et aux Indes. Pourvus de caractères primitifs (présence d'un central du carpe et d'un troisième trochanter au fémur, cerveau lisse ne recouvrant pas le cervelet), ils sont difficiles à séparer dans leurs formes fossiles (Pachylémuriens) des Créodontes et des Insectivores primitifs, tandis qu'ils se rapprochent beaucoup des Singes par les genres *Tarsius* de la faune actuelle et *Nesopithecus* du Pliocène. Ils s'éloignent des Singes par leur cerveau petit et lisse, leur placenta diffus et sans caduque, la présence de mamelles inguinales chez quelques-uns, leur trou lacrymal creusé en avant des orbites, leurs orbites fermées en dehors par un cercle osseux, mais communiquant largement sous ce dernier avec la fosse temporale; ils s'en rapprochent par leurs pattes à doigts le plus souvent (le gros orteil toujours) pourvus d'ongles plats, avec pouce et gros orteil opposables. Chez beaucoup d'entre eux le tarse subit un allongement particulier portant sur le calcanéum et le scaphoïde et qui ne s'observe jamais chez d'autres animaux.

Les Prosimiens comprennent environ cinquante espèces dont trente-six habitent Madagascar. On les divise en deux groupes qui ont pour certains auteurs (MAX WEBER) la valeur de sous-ordres : 1^o les Lemuridæ, Lémuriens; 2^o les Tarsiidæ, Tarsiens.

1^o Les Lemuridæ ont les caractères généraux de l'ordre. Parmi ceux qui habitent Madagascar on distingue les Lémures, crâne allongé avec museau de Renard, tarse normal, queue longue, denture complète, *Lemur*, *Hapalemur*, *Lepilemur*; les Chirogales, les plus petits des Lémuriens, crâne arrondi, tarse allongé, queue grande, *Chirogale*, *Microcebus*, *Opolemur*; les Indris, les plus grands de l'ordre, membres postérieurs plus longs que les antérieurs, tarse normal, mamelles pectorales, *Indris*, queue très courte, *Avahis*, *Propithecus*; les Chiromys représentés par le seul genre *Chiromys*, animal de la grosseur d'un Chat avec denture se rapprochant de celle des Rongeurs, chaque mâchoire possédant une seule paire d'incisives à croissance continue, tous les doigts munis de

griffes, sauf le gros orteil qui a un ongle. Dans l'Afrique et les Indes Orientales, on rencontre : *Galago*, petit animal des forêts de l'Afrique tropicale, tarse allongé, membres postérieurs plus longs, grande queue; *Perodicticus*, *Loris*, *Nycticebus*, petits animaux à mouvements lents; ces trois genres ont les extrémités égales et le tarse normal.

2° Tarsiidæ. — Ce sous-ordre comprend un seul genre, *Tarsius*, petit animal de la grosseur d'un Rat, qui vit dans les arbres et présente de nombreux rapprochements avec les Singes, par la grosseur de la tête et le développement du crâne arrondi à trou occipital placé en avant, à orbites séparées de la fosse temporale par une cloison osseuse. De plus il a un placenta discoïde, une caduque, et l'embryon possède comme celui de l'Homme un pédicule ventral (HUBRECHT).

Les Prosimiens remontent à une époque reculée; on en trouve dans les couches tertiaires les plus inférieures et dans celles de Puerco, qui sont peut-être du Crétacé supérieur. Ces premiers fossiles observés ne sont pas encore des Lémuriens véritables mais présentent des caractères communs avec les Condylarthrés, les Insectivores et les Créodontes. Le grand CUVIER avait rapproché l'un d'eux (*Adapis*) des Ongulés et en particulier d'*Anoplotherium*; DE BLAINVILLE le regardait comme un Insectivore. FILHOL avait formé pour ces fossiles le groupe des Pachylemurià auquel correspond à peu près celui des Mesodonta des paléontologistes américains. Ce groupe renferme diverses familles qui s'éteignent dans l'Oligocène, mais qui ont laissé comme descendants plus ou moins directs les Prosimiens d'une part, les Singes de l'autre, et parmi lesquelles se trouvent les genres *Adapis*, *Anaptomorphus*, *Hyopsodus*, *Pelycodus*. *Adapis*, de l'Éocène parisien, a quarante-quatre dents, se rapprochant plus de celles des Platyrrhiniens actuels que de celles des Lémuriens, un trou entépicondylien, un fémur avec troisième trochanter. *Pelycodus* et *Hyopsodus* se rencontrent dans l'Éocène inférieur de l'Amérique du Nord; *Anaptomorphus*, de l'Éocène inférieur et moyen (Amérique du Nord), se rapproche de *Tarsius* par son crâne globuleux. *Adapis* conduit sans doute aux Lémuriens vrais, et en particulier aux Galagos par l'intermédiaire de *Necrolemur* ou *Microchærus* de l'Éocène supérieur. *Anaptomorphus* est probablement la souche de *Tarsius* et des Platyrrhiniens.

A ces fossiles éocènes s'en ajoutent d'autres plus récents, *Megaladapis* du Pleistocène de Madagascar, grand Prosimien ayant trois ou quatre fois la taille d'un Chat et *Nesopithecus* de la même formation qui, avec des caractères de Lémurien (l'orbite communiquant largement avec la fosse temporale), présente au moins dans une espèce (*N. Roberti*), un trou lacrymal intra-orbitaire comme les Singes et des dents assez semblables, sauf leur nombre, à celles des Cercopithèques, de telle sorte que l'intervalle existant entre Prosimiens et Singes est, par lui, beaucoup diminué.

Anthropoidea ou Simiæ.

Animaux terrestres grimpeurs à denture complète, plantigrades à doigts pourvus d'ongles plats (sauf Hapalidæ), à pouce et gros orteil opposables. Différent des Prosimiens par leurs mamelles toujours pectorales, des orbites séparées de la fosse temporale par une cloison osseuse, un orifice lacrymal intra-orbitaire, un cerveau grand plus ou moins sillonné.

Les Simiens ou Singes forment un groupe important d'espèces (environ 212), réparties en deux subdivisions bien distinctes actuellement, et même à l'état fossile, auxquelles on donne la valeur de sous-ordres. De ces subdivisions l'une est cantonnée exclusivement dans le Nouveau-Monde, c'est le sous-ordre des Platyrrhiniens; l'autre ne se rencontre que dans l'Ancien Monde : Catarrhiniens.

1° Platyrrhiniens. — Narines largement séparées par une cloison épaisse, ouvertes en dehors. Pas de callosités aux fesses, pas d'abajoues, dents au

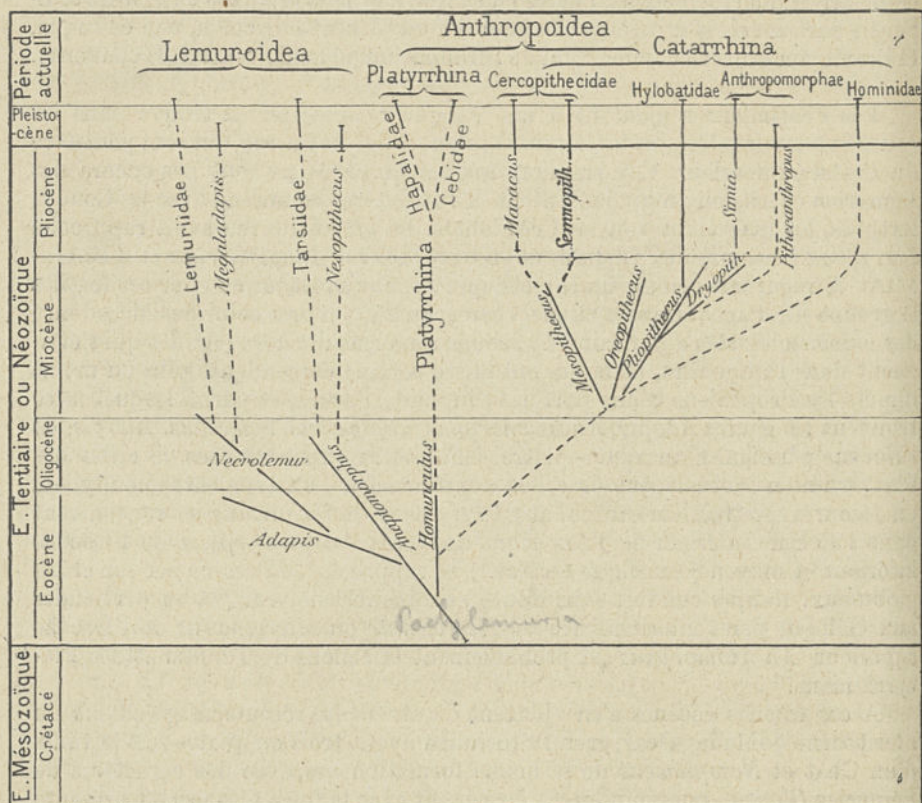


TABLEAU XX. — Ordre des Primates.

nombre de 36 ou de 32 comme les Catarrhiniens, mais dans ce cas le nombre des prémolaires est de trois $\left(\frac{2}{2}, \frac{1}{1}, \frac{3}{3}, \frac{2}{2}\right)$ contrairement aux Catarrhiniens qui ont la formule $\left(\frac{2}{2}, \frac{1}{1}, \frac{2}{2}, \frac{3}{3}\right)$.

Le crâne de ces animaux est volumineux, allongé; le cerveau dont les lobes postérieurs très développés, mais peu sillonnés, recouvrent et dépassent le cervelet, offre le poids le plus élevé observé chez les Mammifères relativement à celui du corps; chez *Midas* il est 1/26 du poids total, chez *Ateles* de 1/15, chez l'Homme, au contraire, de 1/40 environ (MAX WEBER).

Les Platyrrhiniens se divisent en deux familles : A. Hapalidae. Les Hapales

ou Arctopithèques forment un petit groupe américain contenant environ 25 espèces. Ce sont de petits animaux pourvus de griffes (d'où leur nom de Singes-ours), sauf au gros orteil muni d'un ongle plat, à queue longue et touffue, jamais prenante, 32 dents. *Haplorhina jacchus* (Quistiti); *Midas*. — B. Cebidæ. Les Cébides forment environ 60 espèces, ils possèdent 36 dents, un humérus avec trou entépicondylien, un os central du carpe, un pouce opposable lorsqu'il existe, des ongles plats, une queue généralement longue et souvent prenante. *Nyctipithecus*, queue touffue, non prenante, *Callithrix Pithecia*, queue longue d'environ le quart du corps, *Brachyurus*, queue très courte, *Mycetes* (Alouatte) Singes hurleurs de la grosseur d'un Chien, *Cebus*, *Chrysothrix* de la grosseur d'un Écureuil, avec un crâne plus grand, par rapport à la face, que celui de l'Homme. *Ateles* à queue prenante, pas de pouce, pas de trou entépicondylien, ressemblant aux Gibbons.

2° Catarrhiniens. — Narines rapprochées, séparées par une cloison mince regardant en bas ou en avant, callosités aux fesses, queue présente ou absente mais jamais prenante, souvent des abajoues; 32 dents suivant la formule 2, 1, 2, 3. Ancien Monde. Se divisent en trois familles (MAX WEBER).

A. Cercopithecoïdæ. — Cercopithèques et Semnopithèques. Quadrupèdes, marchent sur leurs quatre membres à peu près égaux, thorax en forme de carène, sternum long et mince, callosités aux fesses, souvent des abajoues. Pas d'appendice vermiculaire. Cette famille comprend 120 espèces. Principaux genres : *Papio* (Cynocéphale), queue courte, abajoues; *Cynopithecus*; *Macacus*, avec queue plus ou moins longue qui manque chez *M. inuus*; *Cercocebus*; *Cercopithecus*, museau court, queue longue; *Semnopithecus*, dépourvu d'abajoues, à front plus arrondi, mâchoire plus courte, angle facial plus grand que les précédents; *Nasalis*, caractérisé par le grand développement du nez qui chez l'adulte pend devant la bouche; *Colobus*, pouce rudimentaire ou manquant, narines séparées par un large septum.

B. Hylobatidæ. — Cette famille est représentée par un seul genre, *Hylobates* (Gibbon), souvent réuni à la famille suivante (Anthropomorphæ), mais qui n'a aucun lien direct avec elle, et doit être plutôt considéré comme un rameau parallèle développé à partir des Singes inférieurs (MAX WEBER). Ce sont des animaux arboricoles à bras très longs, avec de petites callosités fessières, mais pas de queue et pas d'abajoues. A terre ils marchent debout sur la plante du pied. Ils possèdent 18 vertèbres thoraco-lombaires, leur sternum et leur thorax ont la forme anthropoïde, leur bassin a encore des caractères de Cercopithèques; un os central du carpe. Il y a diverses espèces avec plusieurs variétés.

C. Anthropomorphæ. — Les Anthropomorphes sont caractérisés par leur taille toujours assez grande, l'absence de queue, de callosités fessières et d'abajoues. Ils marchent sur le sol en position mi-droite, reposant sur le bord externe de leurs pieds et appuyés sur le dos de leur main qui termine une extrémité supérieure beaucoup plus longue que la postérieure. Il y a 16-18 vertèbres thoraco-lombaires avec une ensellure lombaire peu marquée, sternum court et large, poitrine aplatie dorso-ventralement et en forme de tonneau. Gros orteil opposable. Cerveau assez gros et pourvu de circonvolutions, mais loin au-dessous de celui de l'Homme. Les plus gros cerveaux de Gorille mâle (le plus grand des Anthropomorphes) ne dépassent pas 400 grammes, ce qui représente $\frac{1}{190^e}$ du poids du corps, tandis que chez l'Homme le rapport est à peu près $\frac{1}{40^e}$.

Ch. en luthes 220 kgs sans le cerveau
plus 1600g (ce qui est de la chaire)
le rapport est $\frac{1600}{120} = 1/75^e$

Il y a trois genres :

Simia (Orang-outang). Animal confiné à Bornéo et à Sumatra, pouvant atteindre une hauteur de 1 m. 40. Crâne élevé, étroit, à bourrelets sourciliers plus faibles que chez les autres Anthropomorphes, mais avec une crête pariétale et occipitale. Carpe avec central libre. Pouce et gros orteil petits. *Simia satyrus*.

Gorilla (Gorille). Grand singe du Gabon, le mâle peut atteindre 2 mètres de hauteur. Arcades sourcilières, crêtes pariétales et occipitales très fortes, *G. Gorilla*.

Anthropopithecus (Chimpanzé). Voisin du Gorille, mais plus petit, ne dépasse guère 1 m. 20. Habite l'Afrique Occidentale tropicale, de la côte au lac Tchad. Crâne arrondi. *A. troglodytes*.

BEDDARD ajoute une dernière famille au sous-ordre des Catarrhiniens, celle des Hominidæ, qui renferme le seul genre *Homo* et probablement une seule espèce actuelle, *H. sapiens*. Les différences anatomiques qui séparent les Hominidæ d'avec les Singes sont surtout d'ordre relatif et se rapportent au développement du crâne cérébral, et à la station debout qui imprime son cachet à un grand nombre d'os. Il est clair que ces différences ne dépassent pas celles qui permettent de séparer d'habitude les familles, si même elles les atteignent. Les autres caractères distinctifs de l'Homme sont la possession de la raison et du langage articulé. Ces deux propriétés entraînent-elles une différence radicale entre l'Homme et les Singes? c'est affaire de sentiment personnel. En tout cas on connaît encore trop mal leur substratum anatomique, c'est-à-dire la fine structure cérébrale ou plus généralement nerveuse pour pouvoir affirmer que l'on ne trouverait pas dans l'appareil nerveux des deux groupes des faits indiquant une divergence remontant très loin dans la chaîne ancestrale et séparant d'une manière complète les Hominidés des Anthropomorphes. D'autre part il faut signaler le fait que le sérum de Lapin traité par du sérum humain et qui détermine un précipité dans le sérum sanguin de l'Homme en produit un presque aussi fort chez les Anthropomorphes, un beaucoup plus faible chez les Catarrhiniens et produit seulement un léger trouble dans le sérum des Platyrrhiniens, de sorte que cette réaction semble justifier le degré de parenté de ces différents êtres tel qu'il est établi par la Zoologie.

Prosimiens et Simiens sont certainement en relation génétique comme on l'a vu plus haut; *Anaptomorphus*, *Nesopithecus* et *Tarsius* forment les liens qui les unissent, mais on ne peut décider si ces deux ordres sont des branches distinctes d'un même tronc, ou si les Simiens passent par un stade prosimien, ce qui paraît cependant plus probable. Dans ce cas, il faut rechercher ce stade prosimien, non dans les Lémuriens actuels, mais dans les Pachylémuriens de l'Éocène.

Pour les Simiens la même question se pose à cause de la séparation complète qui existe entre Platyrrhiniens et Catarrhiniens, séparation qui se poursuit dans le temps, car on ne trouve pas plus de Catarrhiniens fossiles dans le Nouveau-Monde que de Platyrrhiniens dans l'Ancien. Toutefois, certains auteurs, comme WINGE, pensent que les Catarrhiniens dérivent de Platyrrhiniens anciens du Nouveau-Monde, et à ce point de vue on peut signaler la faune de Platyrrhiniens de la Patagonie, étudiée par AMEGHINO, et qui renferme des genres auxquels cet auteur a donné les noms significatifs d'*Anthropops*, d'*Homunculus*, etc. Mais l'âge de cette faune est très incertain, et les débris

décrits par AMEGHINO sont si fragmentaires que la Paléontologie ne fournit encore aucune preuve convaincante de la généalogie des Singes actuels.

Pour exprimer convenablement les rapports des deux groupes, nous rapporterons les remarques suivantes de MAX WEBER. Si l'on s'élève des Singes américains les plus inférieurs jusqu'aux Anthropomorphes, on observe pour maints organes un développement progressif, mais cela ne justifie pas l'idée d'un développement linéaire partant des formes inférieures pour arriver aux supérieures. Ici encore il s'agit bien plutôt de différentes branches qui partent d'un tronc principal à différentes hauteurs et qui restent dans un état plus primitif ou se développent chacune de son côté à sa manière.

Entre les Pachylémuriens de l'Éocène et les Catarrhiniens typiques que l'on rencontre dès le Miocène moyen, dans l'Ancien Monde, il y a une lacune indiscutable. Les premiers Singes apparaissent dans le Miocène moyen d'Europe avec *Mesopithecus*, qui offre un crâne de Semnopithèque et des membres de Macaque. Dans le Pliocène, on trouve un Semnipothèque, *Semnopithecus monspessulanus*, puis *Dolichopithecus* voisin des Semnopithèques, et un Macaque, *Macacus priscus*.

Tous ces animaux appartiennent à la famille des Cercopithécidés, mais les Anthropomorphes sont aussi représentés dès le Miocène moyen par *Oreopithecus* qui offre des caractères mixtes de Cercopithèque et d'Anthropomorphe, et qui est peut-être une forme ancestrale commune à tous les deux, puis par *Pliopithecus*, également du Miocène, rapproché d'*Hylobates* et comme tel de la souche ancestrale des Hominidés, enfin par *Dryopithecus*, un Anthropomorphe incontestable, plus Homme que le précédent, bien que sa symphyse mandibulaire le rapproche plus des Cercopithèques que des Hommes.

L'Orang (*Simia*) a été trouvé fossile dans le Pliocène. Enfin, il convient d'ajouter ici le célèbre *Pithecanthropus erectus*, découvert par EUGÈNE DUBOIS dans le Pliocène supérieur de Java. Les débris incomplets de ce fossile ont donné lieu à beaucoup de discussions. SCHWALBE dont l'autorité en Anthropologie est grande, considère le crâne de *Pithecanthropus* comme « intermédiaire entre celui d'un Singe et celui de l'Homme de Neanderthal, tandis que ce dernier est séparé de l'Homme actuel par un intervalle beaucoup plus grand », ou, en d'autres termes, *P. erectus* serait l'intermédiaire entre les Singes supérieurs et l'Homme. Mais la date récente de ce fossile permet de le considérer plutôt comme un rameau parallèle à l'Homme que comme un ancêtre de ce dernier. C'est un chaînon morphologique de la lignée humaine, mais non un chaînon réel et génétique, il est à peu près à l'Homme ce qu'est l'*Hipparion* au Cheval, et c'est pourquoi nous le faisons figurer parmi les Anthropomorphes.

L'Homme n'est représenté à l'état fossile que par quelques crânes bas à arcades sourcilières saillantes (crânes de Neanderthal, de Spy, de Crapina), et par les squelettes récemment découverts au Moustier et à La Chapelle-aux-Saints, restes qui rentrent tous dans le type dont on a fait, sous le nom de *Homo primigenius* ou *H. neanderthaliensis*, une espèce intermédiaire entre les grands Anthropomorphes et l'Homme actuel.

L'origine de l'Homme est très discutée ; pour certains elle doit être cherchée dans le groupe des Hylobatidés, l'Homme n'a que des rapports éloignés avec les Anthropomorphes actuels qui ne sont pas dans sa généalogie directe, mais forment un rameau parallèle (MAX WEBER). Pour d'autres, COPE, KLAATSCH, ADLÖFF, GIUFFRÉDA-RUGGIERI, elle doit être attribuée à un ancêtre encore plus éloigné, moins directement apparenté aux Anthropomorphes, datant au

moins de l'Éocène, et dont les rapports avec les autres Mammifères sont d'ailleurs compris de différentes façons par ces divers auteurs. Enfin, pour SCHWALBE, la généalogie de l'Homme se relie plus étroitement aux grands Singes, elle est représentée sans doute par *Pithecanthropus*, *Homo heidelbergensis* (espèce formée d'après une mandibule récemment trouvée à la limite du Pliocène supérieur), *H. primigenius*, *H. sapiens*, série qui d'ailleurs ne représente point une série généalogique directe, mais la chaîne la plus rapprochée de la réalité que l'on puisse former actuellement. La question de l'origine de l'Homme ne pourra être élucidée que par des découvertes paléontologiques et surtout par une connaissance plus précise de la signification et de la valeur qu'il faut attribuer aux ressemblances sur lesquelles sont fondés les caractères zoologiques. Pour plus de détails, voyez la bibliographie.

BIBLIOGRAPHIE

- C. ZITTEL. *Traité de Paléontologie*. Paléozoologie, T. IV, 1894. — C. G. GIEBEL und W. LECHÉ. *Mammalia*, in Brown's Klassen, 1874-1900 (continué). — E. L. TROUESSART. *Catalogus Mammalium*. 2 vol. Berolini, 1898-1899. — P. E. BEDDARD. *Mammalia*. Cambridge natural History, Vol. X, 1902. — MAX WEBER. *Die Säugetiere*. Iéna, 1904 (contient une très riche bibliographie). — Voy. aussi W. KÜKENTHAL. *Ueber die Entstehung und Entwick. d. Säugetierstammes*. Biolog. Centralbl., Bd XII, 1892. — A. A. W. HUBRECHT. *The Descent of the Primates*. Lect. delivered on the occasion of the sesq. Celebrat. of Princeton University. New-York, 1897. — A. F. OSBORN. *The origin of Mammalia*. Americ. Naturalist, Vol. 32, 1898. — J. L. KINGSLEY. *The Origin of the Mammals*. Science, Vol. XIV, 1901. — G. SCHLATER. *Zur Frage von Ursprung d. Chordaten*, etc. Anat. Anz., Bd XXIV, 1909. — Et pour ce qui regarde l'Homme en particulier : J. H. F. KOHLBRUGGE. *Die morphologische Abstamm. d. Menschen*, etc. Stuttgart, 1908. — G. SCHWALBE. *Ueber Darwin's Werk. Die Abstammung des Menschen*. Stuttgart, 1910. — P. G. MAHOUDEAU. *La question de l'origine de l'Homme*, etc. Revue de l'École d'Anthropologie, T. 18, 1908. — LE MÊME. *L'origine de l'Homme au point de vue expérim.* Ibid., T. 19, 1909. — L. PERVINQUIÈRE. *Le Pithecanthrope et l'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints*. Revue scientifique, 1909. — OTTO HAMANN. *Die Abstammung des Menschen*, etc. Godesberg naturwiss. Verlag, 1909.

QUATRIÈME PARTIE

LES VERTÉBRÉS ET L'ÉVOLUTION

CHAPITRE PREMIER

ÉVOLUTION DES ORGANES ET DES SYSTÈMES

Les organes ou les systèmes se présentent dans les différents Vertébrés sous des états très divers de complication qui permettent de leur assigner une véritable évolution. Cette évolution doit être étudiée dans ses principales modalités, et pour cela, il faut d'abord examiner les organes isolés, sans se préoccuper de leurs rapports avec les autres organes ou avec l'ensemble de l'individu, puis les étudier dans leurs rapports entre eux et avec l'ensemble.

I. — ÉVOLUTION DES ORGANES CONSIDÉRÉS ISOLÉMENT.

L'origine des organes repose sur deux modes principaux : 1° la différenciation; 2° la substitution.

La différenciation consiste dans la séparation graduelle d'une partie qui s'isole de plus en plus d'une autre partie préexistante dans laquelle elle était contenue. Ainsi la plupart des organes s'isolent peu à peu des feuillets du blastoderme puis se différencient à leur tour en parties distinctes.

On peut avec VON BAER distinguer la différenciation morphologique de la différenciation histologique. La première repose sur une différence d'accroissement des organes primitifs en des portions d'inégale valeur et de fonction diverse, exemple, la différenciation du tube intestinal en estomac, gros intestin, intestin grêle. La différenciation histologique consiste en ce que de la substance d'abord uniforme ou peu compliquée des organes embryonnaires sortent les différents tissus. La différenciation morphologique diffère de l'histologique en ce qu'elle donne des différences relatives, tandis que les différences histologiques sont antagonistes.

La différenciation joue un rôle énorme dans le développement des organes, mais elle se montre rarement seule et se combine le plus souvent avec des phénomènes de substitution.

KLEINENBERG (1882) a fait remarquer qu'il y a dans la théorie de l'évolution une tendance marquée à construire le développement phylogénique d'un organe déterminé au moyen d'une série ininterrompue de transformations et de différenciations d'un organe préexistant, mais que si ces transformations ont certainement une grande importance, il y a évidemment des cas où le processus phylogénique a été tout autre. Souvent le perfectionnement dérive de l'apparition de nouveaux organes qui se substituent peu à peu à celui qui les a précédés, de sorte que la fonction, bien qu'un peu modifiée, reste essentiellement la même mais est transportée à une autre partie du corps. Il y a en quelque sorte permutation ou substitution des organes. La chorde dorsale, par exemple, constitue à elle seule tout le squelette axial chez les Chordés primitifs tandis qu'elle disparaît entièrement dans les formes supérieures. Aucune partie de la colonne vertébrale ne naît directement de la chorde dorsale. Il n'y a donc pas homologie entre ces deux états successifs du squelette, mais comme la formation d'un squelette vertébral n'était pas possible indépendamment de la chorde, celle-ci représente dans le développement du squelette axial l'organe initial qui a permis la formation de la colonne vertébrale et que nous appellerons par conséquent, avec KLEINENBERG, l'*organe médiateur*, tandis que la colonne définitive représente l'organe de substitution.

Dans le cas du squelette axial la substitution est complète et il ne reste rien chez les animaux supérieurs de l'organe médiateur qui a permis la formation de la colonne osseuse. Mais il est des cas où il n'en est pas de même et où la substitution se combine avec la différenciation d'une manière très intime. Le système nerveux central en fournit un bon exemple. Ainsi les Téléostéens n'ont pas d'hémisphères cérébraux, mais ils possèdent dans leur cerveau moyen et dans leur moelle allongée des noyaux infiniment plus compliqués que ceux des Mammifères. Le cerveau moyen des Vertébrés inférieurs subit donc une certaine régression, lorsqu'une partie de ces fonctions passe à l'écorce cérébrale comme cela arrive chez les Mammifères. De même le grand développement de l'écorce et celui des voies pyramidales qui en découlent amènent chez l'Homme une diminution sensible du rôle et du volume de la moelle. Le cerveau antérieur se substitue donc jusqu'à un certain point à la moelle et aux centres encéphaliques inférieurs dont la structure ne se transmet pas des animaux inférieurs aux supérieurs telle que, mais, au contraire, quelque peu changée.

Quelle que soit leur origine, les organes se présentent avec une constitution et des aspects très variés. Il n'est pas difficile de trouver parmi eux des degrés de complication assez réguliers pour permettre de les disposer en une série représentant vraisemblablement l'ordre et la marche de leur développement.

Mais, avant d'examiner ces séries, il faut dire quelques mots sur l'état sous lequel se présentent les organes.

Chez les Vertébrés, placés au sommet des groupes animaux, on observe rarement des organes à leur état initial, c'est-à-dire avec une forme très simple et une constitution peu compliquée. Seuls quelques organes tégumentaires se montrent ainsi. Le plus souvent, et même sous leur forme la plus simple, les systèmes organiques montrent déjà une composition assez hétérogène et un état de développement avancé. Ainsi le système nerveux central des Vertébrés les

plus inférieurs est déjà hautement différencié et se rapproche bien plus de celui des Vertébrés supérieurs que de celui d'aucun Invertébré. De même l'œil a d'emblée les traits essentiels de sa structure et de sa différenciation histologique. L'appareil circulatoire est partout un système clos complet avec des vaisseaux bien différenciés et un appareil moteur arrivé à une grande perfection, grâce à sa division en chambres distinctes dont les orifices de communication sont munis de valvules convenablement disposées. On pourrait en dire autant pour la plupart des autres organes. Mais ces organes sont susceptibles d'une complication très grande et c'est même dans le groupe des Vertébrés que l'on rencontre les différences les plus considérables entre les termes extrêmes des formes d'un même organe. Les formes initiales d'un organe sont dites primitives, embryonnaires, ou encore généralisées, par opposition aux formes secondaires, évoluées ou spécialisées. Ces termes ont à peu près la même signification, mais cependant chacun d'eux peut avoir éventuellement une valeur particulière. Ainsi les mots embryonnaire et primitif peuvent être entièrement synonymes ou non. Ils sont synonymes lorsqu'ils s'appliquent à des organes qui existent dans des types très anciens et très primitifs qui peuvent être considérés symboliquement comme les embryons des types plus récents. Ainsi les voies génitales des Éléphants ont à la fois une disposition primitive et embryonnaire, car elles appartiennent à des êtres anciens, peu évolués et encore assez voisins de leur souche.

Mais il est des cas où un organe du type embryonnaire se rencontre chez un animal récent et qui ne mérite guère le nom de primitif. Ainsi les arcs aortiques des Lézards ont gardé la disposition embryonnaire, mais ces animaux sont trop récents et certaines parties de leur organisme (crâne) sont trop évoluées pour qu'on puisse leur donner la valeur de types primitifs.

Les organes du type généralisé sont également des organes primitifs, mais trop compliqués pour être dits embryonnaires et qui offrent une forme commune d'où il est facile de tirer un grand nombre de formes secondaires adaptées à des fonctions très diverses. Ainsi le membre pentadactyle plantigrade est la forme généralisée d'où sortiront les membres digitigrades à doigts plus ou moins réduits, jusqu'à la patte monodactyle onguligrade du Cheval. Cette dernière est une des formes les plus spécialisées que le membre pentadactyle puisse revêtir, mais il y en a d'autres comme le membre paridigité des Ruminants, l'aile de la Chauve-Souris ou la nageoire des Cétacés.

En partant de ces structures primitives ou généralisées les organes revêtent des formes multiples d'après lesquelles on peut les ranger en deux catégories : 1^o Les organes que l'on peut disposer sérialelement, de manière à donner l'impression d'une évolution graduelle et continue s'opérant soit dans le sens d'une complication plus grande (évolution progressive), soit au contraire dans celui d'une réduction (évolution régressive); ce sont les organes à évolution sériale ou les séries organiques. 2^o Ceux dont les formes ne sont point reliées par une série de transitions et ne donnent point l'impression d'une évolution continue, mais plutôt celle de développements divergents, partant cependant d'un état primitif commun; ce sont les organes à développement divergent.

Les organes à évolution sériale ont surtout attiré l'attention, parce qu'ils sont très nombreux, qu'on les connaît depuis longtemps et parce qu'ils présentent un des traits les plus évidents de l'organisation animale, c'est-à-dire la marque d'un perfectionnement graduel. Mais depuis l'introduction de l'idée transformiste leur importance a encore augmenté et l'Anatomie comparée tout entière est consacrée à la recherche de ces séries organiques considérées

comme représentant la marche réelle de l'évolution. Actuellement on connaît un grand nombre de séries organiques qui s'étendent soit à l'ensemble des Vertébrés, soit à une partie plus ou moins considérable de leur phylum. Mais ces séries n'ont point toutes la même valeur, et on peut en distinguer trois catégories principales : 1^o les séries génétiques, 2^o les séries morphologiques, 3^o les séries artificielles.

1^o *Séries génétiques.* — Les séries génétiques sont celles qui répondent à l'évolution réelle, généalogique d'un organe donné, suivie à travers les âges géologiques. De telles séries sont évidemment rares, mais elles ont un caractère d'objectivité qui leur donne une valeur de premier ordre. L'un des exemples les plus nets que l'on puisse en fournir est celui de l'évolution de la patte monodactyle du Cheval, en partant de la patte pentadactyle d'*Hyracotherium*. On possède là tous les degrés de réduction des doigts avec une rigueur qui ne laisse rien à désirer. On a vu dans la III^e partie une série d'exemples, qui, pour être moins complets que celui-ci, ont cependant une valeur très grande, comme par exemple l'évolution de la nageoire des Ichthyosaures en partant de la patte marcheuse de *Mixosaurus*, l'évolution de la patte paridigitée des Artiodactyles, la réduction des membres chez certains Sauriens et chez les Ophidiens, le recul des choanes et la transformation des fosses temporales chez les Crocodiles, etc., etc.

2^o *Séries morphologiques.* — Les séries morphologiques sont des séries constituées d'après l'anatomie comparée et qui semblent, dans la plupart des cas, coïncider avec les précédentes, c'est-à-dire répondre à des séries génétiques, mais qui cependant manquent encore de la confirmation géologique ou même sont contredites par les données généalogiques que l'on possède sur les êtres qui en font partie. Il existe en effet dans certains cas un contraste singulier entre la parenté idéale établie d'après la morphologie de certains êtres et leur descendance réelle, contraste que Gadow a bien fait ressortir à propos de l'origine des Ratitès. Ces Oiseaux naquirent partout où vivaient des Crypturiformes, des Galliformes ou des Gruiformes encore indifférents et où les circonstances se prêtèrent à la formation d'Oiseaux géants terrestres. Ainsi les Nandous, les Autruches, les Casoars prirent naissance indépendamment les uns des autres, polyphylétiquement, et pourtant on est obligé de les réunir dans un même groupe morphologique qui implique pour nous un lien de parenté entre eux. Mais ceci indique que la parenté morphologique peut n'être, dans certains cas, qu'idéale ou symbolique, masquant la parenté véritable. L'auteur précité expose d'autres exemples : à Maurice, on trouve une espèce de Râle n^o *Aphanapteryx*, disparu depuis la découverte de l'île. Un Oiseau Rodriguez s'appelle *Erythromachus*; on a décrit en outre d'un Oiseau des îles Chatam comme formant le genre *Diaphor*. Ces trois genres sont identiques (Gadow), et si on les avait tous sur une même île, on en eût fait une seule espèce. *Aphanapteryx* et *Diaphor* sont très récents, car la réduction des ailes et du sternum n'est pas accomplie. Tous deux ont dû se développer indépendamment, les éléments communs étaient des Râles des genres *Porphyrio*, *Tribonyx*, *Ocydromus*. Morphologiquement *Aphanapteryx*, *Diaphorapteryx*, *Erythromachus* forment un genre, sont homologues, c'est-à-dire se sont développés en ces formes terminales à partir d'un même élément, mais génétiquement, ils forment trois genres analogues, isomorphes ou convergents, car ils sont beaucoup moins parents entre eux qu'*Aphanapteryx*.

avec les Râles de Maurice, et *Diaphorapteryx* avec ceux de la Nouvelle-Zélande. De même l'Homme et les Singes Anthropomorphes peuvent être morphologiquement réunis comme Anthropomorphes, mais phylogénétiquement, généalogiquement un tel groupe ne se justifie pas, car, même en laissant de côté l'Homme, certains de ses membres (les Gorilles et les Chimpanzés) dérivent des Cynocéphales africains, tandis que les autres (Orang-outang et Entelle) descendent des Semnopitèques indo-malais.

Cette discussion s'applique aussi bien au cas de *Palæotherium*, d'*Anchitherium* et d'*Hipparion* qui, longtemps considérés comme des membres de la série évolutive du Cheval, ont dû en être écartés comme rameaux divergents. Ils ont avec le Cheval une parenté morphologique, non génétique. La série continue faite à l'aide des pattes de ces animaux intercalés parmi les ancêtres directs du Cheval indique simplement, comme l'a fait remarquer DEFRÉRET, l'évolution fonctionnelle d'un organe dans une série de genres appartenant à des rameaux naturels différents et n'ayant entre eux aucun rapport direct de parenté. Des exemples analogues sont fréquents en Paléontologie.

La parenté morphologique résulte de phénomènes de *convergence*, c'est-à-dire d'une ressemblance plus ou moins grande amenée par l'adaptation à des fonctions ou à une vie identique. Ainsi chez les Quadrupèdes adaptés à la vie aquatique les membres transformés en nageoires présentent des caractères communs très remarquables, c'est-à-dire la brièveté des deux premiers segments, contrastant avec l'étendue et la largeur du troisième dont les grandes dimensions résultent soit simplement de l'allongement des métacarpiens et des phalanges, soit de la multiplication de ces os tant dans le sens longitudinal que dans le sens transversal.

La convergence qui résulte des adaptations est un phénomène d'une grande importance, mais elle n'a pris qu'assez récemment la place qui lui revient dans l'explication des phénomènes morphologiques. Elle est naturellement plus ou moins complète suivant le degré d'affinité ou de parenté préalable des individus sur lesquels elle exerce son action. Lorsqu'elle agit sur des espèces appartenant à des classes différentes, elle ne donne lieu qu'à des ressemblances très superficielles et qui ne peuvent tromper personne. Un Ichthyosaure ressemble évidemment à un Dauphin, mais la simple inspection du crâne montre qu'il en est énormément distant et qu'il ne peut être question entre eux de liens généalogiques, même assez lâches. De même les pattes pentadactyles des Tétrapodes transformées en nageoires ne revêtent point une structure uniforme, mais gardent au contraire dans les différents types qui les possèdent (Chéloniens marins, Ichthyosaures, Plésiosaures, Pythonomorphes, Siréniens, Cétacés, Pinnipèdes) des traits permettant de les rattacher sans peine aux membres de leurs proches parents terrestres.

L'aile des Chauves-Souris est fondée sur le même principe que celle des Ptérodactyles, c'est-à-dire sur l'existence d'une membrane étendue entre les flancs et le membre antérieur, mais tandis que chez les premières quatre doigts très allongés participent à la constitution du parachute, formant autant de rayons pour la membrane alaire, celle-ci est soutenue chez les Ptérodactyles par le cinquième doigt seulement. L'aile des Oiseaux est construite d'après un principe passablement différent, et chez elle le rôle des doigts se réduit tandis que celui des métacarpiens s'exagère et que deux d'entre eux, plus allongés que chez n'importe quelle forme connue, se soudent entre eux à leurs deux extrémités, de

manière à former un quadrilatère osseux puissant qui sert d'insertion à une partie importante des rêmiges.

Il ne serait pas difficile d'accumuler d'autres exemples parlant dans le même sens, aussi peut-on dire que la convergence ne donne lieu le plus souvent qu'à des conformations *analogues* mais non *homologues*, et que son action, très superficielle, ne peut pas dérouter un naturaliste exercé. Cependant, lorsque la convergence s'observe chez des animaux voisins les uns des autres, appartenant à des groupes peu distants (familles ou ordres), elle peut arriver à donner lieu à des ressemblances très parfaites comme celles qui ont été relatées à la page 702.

Dans ce cas les ressemblances prennent un véritable caractère homologique, et seule la genèse des porteurs, si elle peut être connue, permet de décider leur nature simplement analogique. La possibilité d'une convergence si accentuée est une des difficultés les plus considérables qui se présentent en Anatomie comparée, et le but principal de cette science est justement de décider ce qui doit être considéré comme trait de convergence ou comme caractère d'homologie. Ces difficultés se sont rencontrées à l'origine même de l'Anatomie comparée et sont loin d'être toutes résolues à l'heure actuelle. Les plus simples ont été tranchées depuis longtemps, comme la nature mammalienne des Cétacés, etc., etc. Celles qui persistent encore portent sur des points beaucoup plus délicats, et l'on peut dire que les progrès accomplis dans cette voie ont surtout consisté à séparer davantage, à disloquer des groupes artificiels que l'on avait cru unis par des affinités réelles et qui reposaient en réalité sur des convergences, comme par exemple, la séparation des Siréniens et des Cétacés, la disjonction des types composant le groupe des Primates pour LINNÉ, la création de nombreuses sous-classes parmi les Reptiles, etc., etc.

3° *Séries artificielles*. — Ces séries tendent de plus en plus à disparaître des ouvrages actuels, cependant il en existe encore qui sont faites plus ou moins consciemment et qu'il faut apprendre à connaître. D'une manière générale on peut considérer comme artificielles les séries qui s'étendent à travers tout le groupe des Vertébrés, reliant entre eux certains organes dans toutes les classes. Ainsi les séries imaginées pour le développement des membres sont évidemment des séries artificielles. Il est bien certain que le membre pentadactyle ne s'est pas formé par la disparition du pro- et du mésoptérygium de la nageoire unisériée d'un Squalé et de leurs rayons, disparition qui aurait laissé persister seulement le métaptérygium devenu le stylopoде et ses rayons formant le reste du membre. Les images données pour représenter la formation des nageoires par confluence des rayons et l'union de ceux-ci en les pièces proximales du membre n'ont pas davantage la prétention de figurer la marche réelle et généalogique des phénomènes. Toutes ces séries sont artificielles parce qu'elles embrassent une question trop vaste et relient une série parfaitement légitime comme celle des membres pentadactyles à une autre (série des ptérygies) dont elle est séparée cependant par des lacunes infranchissables actuellement. C'est dans le fait de combler ces lacunes que réside l'artificiel de ces séries.

D'autres séries sont artificielles parce que, bien que portant sur des faits plus limités, elles relient entre elles des structures qui peuvent être disposées dans un ordre régulier sans que toutefois celui-ci résulte d'une liaison génétique quelconque. Ainsi, lorsque l'on compare les branchies fixes des Sélaciens aux

branchies libres des Téléostéens, on peut trouver entre les dispositions extrêmes de ces deux cas toute une série d'intermédiaires représentés par une réduction graduelle des diaphragmes ou septa branchiaux. Mais il est bien certain que les termes de cette série ne descendent point les uns des autres et qu'ils s'agit simplement du groupement artificiel de certaines dispositions organiques n'ayant entre elles qu'une analogie superficielle, car GÖTTE a montré que les prétendus septa branchiaux des Téléostéens étaient formés simplement par la confluence des lamelles branchiales.

Que beaucoup de séries organiques couramment admises soient artificielles, cela paraît évident à la lumière de certaines observations. Ainsi, à propos de la phylogénie des Poissons, divers arbres généalogiques ont été dressés par différents auteurs d'après le développement ou la constitution d'un système organique donné pris de préférence aux autres. Or, l'arbre formé d'après un système ne coïncide pas toujours avec celui établi d'après un autre système, et le plus souvent ces deux arbres offrent des divergences assez grandes comme le montrent les tableaux généalogiques réunis par B. DEAN. Il est bien évident alors que certaines au moins des séries choisies sont artificielles et non génétiques, car autrement de semblables différences ne sauraient s'expliquer.

Les séries organiques établies par les anatomistes ont d'autant plus de chances d'être réelles et génétiques qu'elles s'étendent sur une portion plus limitée du phylum. De même que les homologues spéciales ne dépassent guère les limites d'un groupe et sont d'autant plus précises qu'il s'agit d'un groupe plus restreint, de même aussi les séries génétiques ne s'observent que dans le domaine des classes ou même des ordres. Autant l'évolution du membre pentadactyle des Mammifères primitifs en membre impair ou paridigité est précise et graduelle, autant il devient difficile de suivre cette évolution dans tous les Quadrupèdes, et au lieu d'observer une seule série évolutive de ce membre dans tout l'ensemble de ces animaux, on rencontre bien plutôt des évolutions parallèles, s'effectuant dans la même direction, et partant chacune d'un même élément fondamental, la patte pentadactyle plantigrade, mais s'effectuant dans chaque classe avec une marche un peu particulière et des procédés spéciaux. On a fait remarquer (voy. III^e partie, p. 631) que la structure des pattes des Oiseaux ne dérive vraisemblablement pas de celle des Dinosauriens mais résulte d'une simple convergence. De même le membre postérieur digitigrade à métapodes élevés des Iguanodons et de beaucoup de Mammifères ne dérivent point l'un de l'autre, mais se sont formés indépendamment en partant des pattes plantigrades des Reptiles et des Mammifères primitifs. Dans les deux cas la série évolutive se limite à l'intérieur de la classe considérée.

Organes à développements divergents. — On peut donner ce nom à des organes dont le développement ne comporte point des termes successifs graduels et sériés, mais des formes plus ou moins divergentes n'ayant de commun qu'un état initial assez semblable qui se modifie ensuite dans divers sens non liés entre eux. Un exemple très net de ces organes est fourni par les arcs branchiaux. En partant de la forme initiale, d'un arc qui se retrouve partout, on observe d'abord chez les Ichthyopsidés où cet arc se conserve et se développe complètement, au moins d'une manière temporaire, une série de formes non sériées, telles que les poches branchiales des Cyclostomes, les branchies fixes des Sélaciens, les branchies libres des Téléostéens, toutes à lamelles entodermiques, les branchies

externes des Amphibiens et les prétendues branchies internes des Anoures, d'origine ectodermique. Ces formes ne sont point des étapes successives d'un développement continu, ce sont des réalisations spéciales de la fonction respiratoire obtenues à l'aide de divers moyens, en employant ici l'ectoderme des poches branchiales ou de la face externe des arcs, là l'ectoderme, en développant le squelette des arcs d'une manière extrême en le décomposant en pièces multiples articulées les unes sur les autres et mobiles (Poissons), ou bien au contraire, en laissant ce squelette sous l'état très simple d'une sorte de treillis formé de baguettes cartilagineuses continues (Anoures). Il est bien évident que ces divers états de l'appareil branchial ne se succèdent point et ces différentes formes n'ont point leur raison d'être dans la complication graduelle et sérieuse d'un même appareil continu dans tous ses termes, mais bien dans le développement divers des différentes parties des arcs, en relation avec les différentes circonstances anatomiques et physiologiques au milieu desquelles il s'opère. Ainsi les rapports de l'appareil branchial des Anoures avec les parties environnantes d'une part et le mode de déglutition de l'eau destinée à la respiration d'autre part, ont grandement influé sur la forme de cet appareil qui n'a de commun avec les autres de même nature qu'un point de départ à peu près pareil.

Mais on observe encore des divergences dans des appareils bien plus importants au point de vue morphologique que l'appareil respiratoire. La colonne vertébrale elle-même se forme à l'aide de processus très différents (colonne acentrique, chorda-centrique, arco-centrique), et dans les colonnes du type arco-centrique on observe de même des divergences, car la colonne des Amniotes (vertèbres gastrocentriques) ne se forme pas avec les mêmes matériaux que celle des Amphibiens (vertèbres pseudo- et notocentriques).

Il en est de même pour la plupart des grands appareils lorsqu'on les examine dans l'ensemble des Vertébrés et non dans chaque classe où leur développement est alors plus exactement sérié. Ainsi le cœur à quatre cavités des Oiseaux est obtenu par un procédé qui rappelle le développement du cœur des Reptiles, mais celui des Mammifères doit sans doute son développement à un processus divergent.

L'appareil uro-génital des Poissons montre des formes divergentes et non sériées; de même le développement des voies génitales s'opère chez les Mammifères dans un sens opposé (sinus uro-génital situé ventralement au rectum) à celui qu'on observe chez les Sauropsidés, où l'urodæum analogue au sinus uro-génital est situé dans le prolongement du rectum.

Les poumons montrent aussi un développement divergent chez les Sauropsidés (particulièrement chez les Oiseaux) et chez les Mammifères.

Une des preuves les plus éclatantes de la fréquence de ce développement divergent, c'est le nombre considérable de formes initiales communes imaginées lorsqu'on cherche à établir la phylogénie d'un système organique quelconque. Il n'y a presque pas de cas où l'on ne dise que telles et telles dispositions ne dérivent pas les unes des autres, mais d'une forme primitive commune d'où elles sont sorties en divergeant. C'est là ce qui a donné naissance à la création par les auteurs de tous ces pro-animaux qui n'ont souvent d'autre raison d'être que de fournir, en dehors de la nature connue, des formes initiales d'où l'on peut faire sortir les dispositions actuelles irréductibles les unes aux autres sans l'intervention de cet ancêtre ambigu.

BIBLIOGRAPHIE

C. E. VON BAER. *Ueber Entwicklungsgeschichte d. Thiere. Beobacht. und Reflexion*, T. I. 1828, T. II, 1857. — N. KLEINENBERG. *De l'origine du syst. nerveux des Annélides*. Arch. ital. de Biologie, T. I, 1882. — H. GADOW. *Vögel*, Bd II, in Brown's Klassen und Ordnungen, 1890. — DEAN, BASHFORD. *Fishes, living and Fossils*. New-York, 1895. — OSC. HERTWIG. *Ueber d. Stellung d. vergl. Entwick.*, etc. Handb. d. vergl. und exp. Entwickel. Lehre, Bd III, T. 3, 1906. — CH. DEPÉRET. *Les transformations du monde animal*, Paris 1907. — L. VIALLETON. *Un problème de l'Évolution*, etc. Paris et Montpellier, 1908.

II. — ÉVOLUTION DES ORGANES CONSIDÉRÉS DANS LEURS RAPPORTS ENTRE EUX ET AVEC L'ENSEMBLE DE L'ORGANISME.

Envisagés dans leurs rapports entre eux et avec l'ensemble de l'organisme, les différents organes prêtent à une série de considérations que l'on peut grouper en trois catégories principales : 1^o la corrélation ; 2^o les rapports entre le développement d'un organe et celui de l'individu ; 3^o les organes rudimentaires.

1^o *Corrélation*. — La corrélation a une importance considérable, Il faut y insister d'autant plus que ce terme a été quelque peu détourné de sa signification primitive, et étendu à des cas sans rapport aucun avec les corrélations véritables, de sorte que sa portée s'est trouvée fort amoindrie.

La corrélation mise pour la première fois en évidence par G. CUVIER consiste en ce que « tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont les parties correspondent mutuellement et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque. Aucune de ces parties ne peut changer sans que les autres changent aussi ; et par conséquent chacune d'elles prise séparément indique et donne toutes les autres ». GEGENBAUR a de même exprimé très heureusement ce qu'il faut entendre par corrélation, lorsqu'il dit : « Comme il découle de la notion de la vie qu'elle est l'expression harmonique d'une somme de phénomènes se causant les uns les autres en vertu d'une loi, on ne saurait considérer aucune fonction d'un organe comme pouvant en réalité exister par elle-même. Chaque fonction en supposant une série d'autres, tous les organes se trouvent ainsi en rapport plus ou moins étroit et en dépendance réciproque entre eux. Ce sont ces rapports indiqués par CUVIER et désignés par lui sous le nom de *corrélation* qui nous montrent le chemin par lequel nous pouvons arriver à une appréciation rationnelle de l'organisme animal. Avant tout, il faut y rattacher l'estimation de l'organisme comme un tout individuel qui dépend de ses parties comme chacune d'elles suppose les autres. »

C'est donc la liaison entre elles d'un certain nombre de conditions organiques qui constitue l'essence même de la corrélation. Il est facile d'en donner des exemples.

Tout Oiseau doit réaliser un ensemble de dispositions spéciales, telles que dimensions et poids relativement peu considérables, marche bipède liée à une structure particulière du bassin et de la colonne dorso-lombaire, poumons prolongés par des sacs aériens, centre de gravité plus rapproché de la face ventrale et du côté caudal, tandis que l'insertion des ailes est très voisine du bord dorsal, tête légère, présence de plumes. De même la position des orifices branchiaux externes sur la face ventrale des Raies est liée avec l'arrivée de l'eau par l'évent

qui est alors largement ouvert et muni d'une valvule mobile faisant fonction d'organe d'appel, et chez les mêmes animaux la réduction du pouvoir moteur de la queue est proportionnelle au développement de celui des nageoires pectorales qui deviennent les principaux organes de la locomotion. Chez les Mammifères carnivores, il y a, comme l'a montré CUVIER, des rapports étroits entre la forme et la composition de la denture, la constitution de l'appareil digestif, et même celle des organes de relation destinés à assurer la poursuite et la capture des proies. Chez les Cétacés qui mènent une existence complètement aquatique, le diaphragme devient presque absolument horizontal, de sorte que les poumons, placés dans la portion dorsale de la cavité pleuro-péritonéale, remplissent en même temps que leur fonction respiratoire le rôle de flotteurs ou d'appareil d'équilibration dans l'eau. Il serait facile de multiplier les exemples, mais ceux-ci suffisent pour montrer que la connaissance exacte des corrélations est, comme l'a dit GEGENBAUR, d'une importance capitale dans la compréhension des animaux, en particulier des Vertébrés, parce qu'elle fournit pour ainsi dire la formule de chacun d'eux et qu'elle donne par là même une intelligence parfaite de leur nature qui soulage la mémoire et permet de retenir aisément leurs nombreuses particularités.

La corrélation des parties est donc une donnée de la plus haute valeur. Ce n'est pas à dire qu'il soit toujours facile de la saisir, et qu'elle se manifeste avec une évidence incontestable. Surtout il ne faudrait pas croire qu'une fonction ou un genre de vie déterminés s'accompagnent toujours d'une corrélation identique ou tout au moins très rapprochée de tous les organes. Ainsi deux ordres de Mammifères adaptés à la vie aquatique ont perdu leurs membres postérieurs et présentent le caractère commun d'avoir pour appareil principal de locomotion une queue large et aplatie horizontalement (Cétacés et Siréniens). Mais ce changement si important de la structure n'entraîne pas du tout une identité ou même un simple rapprochement entre les autres appareils, qui, en dehors de modifications communes en rapport avec l'équilibration particulière des êtres vivant dans l'eau, gardent leur structure fondamentale tout à fait distincte, comme cela se voit surtout pour la tête et pour les membres antérieurs. C'est que les corrélations nouvelles en rapport avec un nouveau genre de vie s'établissent dans un organisme déterminé qui a déjà une structure antérieure propre, transmise par ses ancêtres et sur laquelle les adaptations nouvelles n'exerceront qu'une action assez superficielle, limitée, n'entamant pas la nature même de l'organisme. Lorsque se sont formés, isolément et à des époques très éloignées l'une de l'autre, les types pisciformes chez les Reptiles (Ichthyosaures) et chez les Mammifères (Cétacés), ces types ont dû nécessairement présenter une corrélation de leurs organes établie sur les mêmes principes et dominée par les mêmes lois, mais ils n'en ont pas moins gardé l'un et l'autre dans leurs parties profondes la structure de chacun des types (reptilien ou mammalien) auxquels ils appartenaient.

La loi de corrélation, comme toutes les lois biologiques, n'a point la rigueur et l'inflexibilité des lois physiques; elle comporte des exceptions et des tempéraments, comme on le verra plus loin à propos des organes rudimentaires et de l'état relatif du développement des organes d'un même individu. Il est aussi parfois difficile de dégager le principe de certaines corrélations. Ainsi il y a d'habitude une corrélation étroite entre la longueur du cou et la hauteur des pattes chez les Oiseaux, et cela s'explique de soi, cependant le Cygne avec un cou très long a des pattes très courtes. Mais cela ne prouve point qu'il faille

abandonner la recherche et l'étude des corrélations qui sont absolument indispensables pour la pleine intelligence de l'organisation si élevée des Vertébrés.

Comme l'ont admis CUVIER, GEGENBAUR et d'autres, le terme corrélation doit toujours être réservé à la liaison d'un certain nombre de conditions organiques harmonisées entre elles, et ce serait en faire abus que de l'appliquer à l'adaptation même parfaite d'un seul organe à sa fonction. De même, on l'a employé à tort pour des faits anatomiques qui paraissent solidaires, mais dont la liaison est encore obscure et s'applique à peu de parties. Ainsi DARWIN a fait remarquer que les Chats blancs pourvus d'yeux bleus sont généralement sourds, que les Chiens sans poils ont une dentition imparfaite, que les Pigeons pattus ont une membrane entre leurs orteils extérieurs, que ceux dont le bec est court ont de petits pieds et ceux qui ont un long bec de grands pieds, etc. Depuis on a rapporté sous le nom de « corrélations » un grand nombre de faits analogues. Mais il est bien évident que c'est un abus de langage qui, en étendant sans mesure la valeur d'un terme, conduit à perdre totalement de vue sa signification initiale, et nous continuerons à entendre par corrélation un système de changements *complémentaires*, c'est-à-dire coordonnés les uns aux autres de manière à permettre, à maintenir et même à perfectionner le fonctionnement d'un organisme.

Bien qu'il soit très difficile, sinon impossible pour le moment, de saisir la manière dont les corrélations se sont établies, on peut cependant, pour éclairer la question, admettre deux sortes principales de corrélations, les corrélations fonctionnelles et les corrélations architecturales.

Les corrélations *fonctionnelles* sont représentées par cette harmonie des fonctions et par suite des organes qui avait frappé CUVIER, par exemple l'harmonie entre la denture, la forme de l'articulation de la mâchoire inférieure, la présence de griffes aiguës, de sens bien développés, de muscles puissants, d'un appareil digestif particulier chez les Carnivores. Tous les rapports signalés entre ces différents organes concourent au même but, le fonctionnement de la vie de rapine et de carnage, on peut les considérer comme des adaptations fonctionnelles à ce genre de vie, de même que l'on trouverait des adaptations analogues en vue de la vie herbivore chez les Ongulés. Dans ce sens, la corrélation ne diffère donc de l'adaptation ordinaire qu'en ce qu'elle s'étend à la fois sur plusieurs systèmes organiques qui subissent simultanément avec plus ou moins de succès l'influence de l'adaptation.

Mais il y a des cas où certains rapports harmoniques des parties ne paraissent avoir aucune relation *immédiate* avec le fonctionnement, tandis qu'ils sont incontestablement liés à certaines dispositions organiques primitives qui en ont entraîné d'autres sans changer pour cela le fonctionnement qui reste le même. Ainsi la disposition, unique parmi les Vertébrés, du sinus veineux des Cyclostomes est certainement liée à la présence d'une veine hépatique ventrale qui rattache le cœur à la paroi ventrale du corps, contrairement à ce qui se passe partout ailleurs. De même, la formation du thorax chez les Mammifères est en partie liée à la situation reculée du sinus veineux qui, marquant la limite antérieure du foie, repousse ce viscère en arrière chez les Amniotes et l'écarte de la portion craniale de la cavité pleuropéritonéale qu'il occupe chez les Ichthyopsidés. Comme les modifications ainsi apportées à la structure ou aux rapports d'un organe retentissent sur les autres parties de l'organisation, les phénomènes qui en résultent rentrent tout à fait dans la catégorie des corrélations, et l'on peut, pour indiquer leur origine purement structurale, les désigner

comme corrélations *architecturales*. Pour le développement de ce point voyez un Problème de l'Évolution (VIALLETON, 1908).

2^o *État relatif du développement des divers organes d'un même individu.*

— L'état de développement d'un organe dépend à la fois de la position du porteur dans le phylum, c'est-à-dire de sa généalogie, et du développement propre que prend l'espèce, c'est-à-dire de ses habitudes et de ses besoins. Il n'y a donc pas de rapport constant et nécessaire entre le développement d'un organe et le rang phylogénique de l'animal auquel il appartient. Ainsi le cerveau des Amphibiens est incontestablement inférieur à celui des Sélaciens, bien que le reste de l'organisation des premiers soit incontestablement bien supérieur à celui des seconds. De même, le cerveau des Mammifères de l'Éocène était beaucoup plus petit, avec des hémisphères moins sillonnés, que celui des groupes actuels les plus voisins, bien que leur squelette et vraisemblablement tous leurs appareils de la vie végétative aient atteint un développement égal à celui des mêmes appareils à l'heure actuelle. C'est que les Amphibiens ont une vie beaucoup moins active que les Sélaciens et ne dépensent point les mêmes forces à la poursuite de leur nourriture, et les Mammifères éocènes vivaient dans un monde animal dont les fonctions de relation étaient inférieures à ce qu'elles sont aujourd'hui.

Ces deux exemples montrent des cas très nets de l'infériorité d'un système par rapport aux autres, et corrigent ce que la loi de corrélation aurait de trop absolu si on la prenait comme exigeant une parité complète dans le développement des différentes parties.

L'inégalité de développement des organes est extrêmement fréquente et saute aux yeux dès qu'on étudie les choses d'un peu près. On voit alors qu'on peut se tromper beaucoup, si l'on imagine l'état des différents organes d'après le rang phylogénique d'un animal. Les variations les plus grandes peuvent se rencontrer d'après les habitudes et le genre de vie, comme on l'observe pour le cerveau des Sélaciens et en général des Poissons. De plus, comme l'a fait remarquer J. MÜLLER, il y a dans les systèmes organiques des parties qui n'appartiennent pas à un plan général et qui varient beaucoup, s'observant dans certains cas tandis qu'elles manquent dans une espèce voisine, se montrant en somme suivant ce que demande la nature de chaque animal. Tels sont dans le système squelettique les os de la trompe, du pénis, du diaphragme, du cœur, que l'on observe chez certains Mammifères seulement.

L'évolution des organes n'est pas toujours proportionnelle à la durée d'un phylum et à son ancienneté géologique, ou en d'autres termes, les organes les plus compliqués ne s'observent pas seulement dans les formes récentes d'une chaîne de descendants. Ils peuvent aussi apparaître de très bonne heure, ayant acquis leur complication très rapidement. Ainsi les dents, les plus compliquées observées chez les Reptiles se rencontrent chez les Théromorphes du Trias, qui sont en outre par d'autres particularités les plus voisins des Mammifères. Or ce sont évidemment des Reptiles jeunes, même primitifs, par la place qu'ils occupent dans le temps. De même les Crocodiles qui offrent le plus haut degré de l'organisation reptilienne actuelle remontent à une haute antiquité, tandis que les Sauriens, bien plus récents, sont restés à un état bien inférieur. La complication d'un organe ou, comme on le dit quelquefois, son évolution avancée n'est donc pas le signe infaillible d'une longue évolution préalable, nécessaire pour l'avoir porté à ce degré de perfectionnement. Sans doute les organes simples

précèdent en général les compliqués, mais il n'y a aucune mesure permettant de juger de la durée relative d'une évolution par l'état du développement des organes, parce qu'il y a des exemples d'une grande irrégularité dans la progression des faits. Ainsi la haute organisation des Théromorphes a été acquise en un temps très court par rapport à celui sur lequel s'étend le phylum des Reptiles, puisque ces animaux n'ont vécu que dans la période triasique, tandis que les Sauriens se développent encore de nos jours; de même, la monodactylie des Litopterna paraît avoir été atteinte bien plus rapidement que celle des Chevaux. Elle a été réalisée dès l'Éocène et on trouve simultanément des formes à un, à trois, et à cinq doigts.

3^e *Les organes rudimentaires.* — On a réuni sous ce nom une série d'organes qui chez certains animaux présentent un état de développement bien inférieur à la moyenne de la complexité qu'ils offrent d'habitude, et qui ne jouent plus aucun rôle, ou tout au moins en remplissent un très subordonné vis-à-vis de celui qui leur incombe là où ils présentent leur développement normal.

Ces organes ont été regardés comme des héritages transmis par des ascendants chez lesquels ils remplissaient encore un rôle, et qui, bien que devenus inutiles, se sont cependant conservés, mais sous une forme réduite et avec un développement parfois très minime.

On a évidemment beaucoup exagéré le nombre des organes qui persisteraient à titre de simples souvenirs ancestraux, et il y a lieu de faire des distinctions très importantes parmi tout ce que l'on a un peu hâtivement groupé sous le nom d'organes rudimentaires. Si l'on examine, par exemple, le tableau des nombreux organes rudimentaires de l'Homme donné par WIEDERSHEIM, dans son ouvrage intitulé : « *Der Bau des Menschen als Zeugniß für seine Vergangenheit* », on trouve à côté d'os ou de muscles peu importants comme les os suprasternaux, le muscle plantaire grêle, des organes tels que l'épiphyse et l'hypophyse, les arcs branchiaux de l'embryon, les mamelles du sexe mâle, l'artère hyaloïdienne du fœtus, le fil terminal de la moelle, les veines cardinales de l'embryon, etc., etc. Cette brève énumération suffit à montrer que l'on a rassemblé dans ce tableau les choses les plus hétérogènes. Il n'est pas douteux que les muscles sans fonction rencontrés chez l'Homme puissent dériver de muscles fonctionnels dans des espèces peu éloignées, comme ses os suprasternaux reproduire une partie de l'appareil épisternal d'autres Mammifères, mais les choses ne vont pas aussi simplement pour les organes embryonnaires.

Les arcs branchiaux de l'embryon humain ne sont point des organes rudimentaires, ce sont des ébauches pareilles à celles que l'on trouve à la même place chez tous les Vertébrés, et dont le développement s'arrête chez les Amniotes à un degré bien inférieur à celui qu'il atteint chez les Ichthyopsidés. Bien loin d'être comme les véritables organes rudimentaires des parties régressées ayant eu autrefois une fonction plus complète, ce sont des organes initiaux qui ont précédé toutes les autres structures et se montrent partout sous un état à peu près identique pour prendre à partir de là des développements complètement opposés. De même l'artère hyaloïdienne du fœtus des Mammifères n'est point un reste d'un organe existant ailleurs à l'état adulte, c'est un vaisseau destiné à la nutrition du cristallin et indispensable à ces derniers, s'il manque chez d'autres Vertébrés. Quant aux mamelles rudimentaires des mâles, il est bien difficile de prétendre qu'elles représentent l'état atrophique d'un organe ayant existé antérieurement, car il est évident que la séparation

des sexes était effectuée chez les Vertébrés longtemps avant l'apparition de l'appareil mammaire chez les Mammifères, et que par conséquent il n'y a jamais eu de mamelles fonctionnant à côté d'un testicule. Enfin les organes comme l'épiphyse, l'hypophyse, etc., présentent des difficultés d'interprétation très considérables, car si l'on veut les regarder comme de simples restes ancestraux on est obligé d'admettre qu'ils ont perdu leur fonction primitive depuis fort longtemps, puisqu'ils ne la montrent conservée dans aucun des êtres actuellement vivants; l'œil pariétal de *Sphenodon* ne fait pas exception, car il montre lui-même une régression déjà avancée, et devait primitivement être double. Aussi à cause du temps écoulé, du nombre des modifications introduites depuis les premiers changements se rapportant à ces organes, et de la rareté de la persistance jusque chez l'adulte d'organes se transmettant à travers toutes les classes de Vertébrés, on peut se demander s'il s'agit bien là simplement de vestiges ancestraux et si ce ne sont pas plutôt des organes fonctionnant, mais dont la connaissance est encore imparfaite. Il ne faut pas oublier qu'il y a à peine trente ans les capsules surrénales étaient considérées comme des organes rudimentaires et que depuis l'opinion s'est complètement retournée à leur égard. On peut donc reconnaître, parmi les organes rudimentaires, plusieurs catégories distinctes, qui sont : 1^o les organes rudimentaires proprement dits; 2^o les ébauches embryonnaires; 3^o les organes représentatifs; 4^o les organes énigmatiques.

1^o Organes rudimentaires proprement dits. — Les organes rudimentaires proprement dits sont ceux que l'on rencontre à l'état atrophié ou réduit chez des animaux d'une classe, d'un ordre, ou même d'une famille dont les autres représentants les possèdent à un état de développement parfait. Ces organes peuvent d'ailleurs se rencontrer chez l'adulte ou même seulement chez l'embryon. Tels sont pour les adultes et pour les animaux d'une même classe les membres postérieurs rudimentaires des Baleines vis-à-vis de ces membres chez les autres Mammifères, ceux des Serpents vis-à-vis de ceux des Sauriens; pour les embryons les dents du maxillaire inférieur des Baleines représentant sans doute celles des Cétodontes. Comme organes rudimentaires chez des animaux d'une même famille, on peut citer les membres atrophiés de certains Scinques, comparativement à ceux d'autres espèces du même genre, ou encore la dent de sagesse de l'Homme par rapport à la molaire correspondante des Anthropomorphes. Dans la même catégorie rentrent les très nombreux organes de peu d'importance comme les muscles plantaires grêles, les muscles du pavillon de l'oreille, diverses particularités du squelette et tant d'autres menus faits signalés dans les ouvrages d'Anatomie humaine. Il ne faut pas oublier toutefois que beaucoup d'entre eux méritent d'être soumis à une critique sévère, et que dans nombre de cas l'interprétation a été un peu hâtive.

2^o Ébauches embryonnaires. — Les ébauches embryonnaires comprennent une foule d'organes classés parmi les rudimentaires, mais qui en réalité méritent une tout autre interprétation. Ce sont des ébauches indispensables comme les arcs branchiaux, ou des dispositions anatomiques résultant du mécanisme même du développement et qui n'ont rien de commun avec des souvenirs ancestraux, comme l'intestin post-anal, par exemple. Pour les arcs branchiaux, la chose est claire, ce sont des ébauches embryonnaires. Pour l'intestin post-anal, sa formation est due uniquement au mode de bourgeonnement de la queue et à la situation du point initial de ce bourgeonnement immédiatement en avant du canal neurentérique, qui fait que les trois feuillets sont réunis

en ce point. On a soutenu que l'embryon qui fait un intestin post-anal reproduit un stade ancestral, mais outre que cet état ne s'observe chez aucun Vertébré connu, si simple soit-il, il est bien plus naturel de considérer sa formation comme un pur processus mécanique, car elle est étroitement en rapport avec le bourgeonnement du corps, lequel est évidemment un processus embryologique, un phénomène cénogénétique qui ne répète rien d'ancestral, mais est une de ces conditions propres par lesquelles l'embryon réalise une structure à l'aide de procédés qui lui sont particuliers. On pourrait objecter que certaines structures embryonnaires reproduisent bien des dispositions permanentes chez certains animaux inférieurs, que les veines cardinales de l'embryon des Amniotes, par exemple, reproduisent les veines cardinales d'un Squalé et sont à ce titre des organes ancestraux, mais il faudrait prouver d'abord que ces dernières sont bien les seules grandes voies veineuses des Squalés, ce qui n'est point exact, et ensuite que la formation des cardinales au voisinage des aortes primitives n'est pas un phénomène nécessaire, étant données la constitution du corps limité au rachis au moment où elles font leur apparition et la nécessité pour les germes vasculaires qui les constituent de se placer là où ils se placent en effet.

Autant la valeur ancestrale des organes rudimentaires vrais est facile à établir dans l'étendue de groupes limités tels que l'ordre et la classe, autant cette interprétation est difficile à soutenir pour des organes s'étendant au delà de ces groupes parce qu'il est impossible de les rapporter à un ancêtre bien déterminé. Qu'est-ce que l'intestin post-anal d'un Vertébré? Quelles étaient son étendue, sa constitution, ses fonctions? Quelle structure avait le Vertébré primitif qui en était porteur? Autant de questions, autant d'énigmes, et la réponse est aussi douteuse lorsqu'on se demande quel était l'être dont le système veineux était représenté seulement par les veines cardinales et la veine sous-intestinale.

De même, le fil terminal de la moelle ne peut être considéré simplement comme un organe rudimentaire, c'est-à-dire comme un souvenir ancestral. On a parfois regardé la formation de la queue de cheval et du fil terminal comme corrélatrice à la régression de la queue, et dans ce cas, la présence chez l'Homme de ce dernier indiquait simplement l'existence d'un ancêtre caudé de celui-ci. Mais les choses ne sont point aussi simples; il y a des animaux à queue longue, comme le Rat, qui ont une moelle courte et une queue de cheval; d'autres, à queue courte ou nulle comme le Hérisson, ont une moelle qui se prolonge plus que ne le comporte cette brièveté du prolongement caudal. Enfin la formation d'une queue de cheval s'observe chez beaucoup de Poissons (Baudroie, Lamproie, Esturgeon), qui ont une queue bien développée. En somme, la formation de la queue de cheval est un phénomène morphologique d'une nature complexe qui s'observe à titre d'exception dans certains groupes, plus fréquemment dans d'autres, mais qui n'est pas du tout caractérisé suffisamment en le désignant comme le reliquat d'une disposition ancestrale.

3° Organes représentatifs. — Dans cette catégorie distinguée par R. Virchow rentrent des organes que l'on observe dans un sexe à l'état rudimentaire, tandis qu'ils sont bien développés dans l'autre, telles sont les glandes mammaires du mâle, l'organe de Rosenmüller des femelles. Ces organes ne représentent point, comme les véritables organes rudimentaires, des restes ancestraux, car ils n'ont jamais existé simultanément dans les deux sexes, puisque l'hermaphrodisme paraît avoir disparu depuis longtemps chez les Vertébrés, s'il y a jamais existé. Ce sont aussi des ébauches embryonnaires qui se forment simultanément dans les deux sexes où la possibilité de l'hermaphrodisme

semble indiquée par l'embryon dans les premiers temps de son existence. Mais bientôt l'unisexualité s'affirme et les ébauches appartenant à l'autre sexe ne se développant pas davantage gardent évidemment un état rudimentaire, seulement le processus qui procède à leur formation est complètement différent de celui des vrais organes rudimentaires.

4° Organes énigmatiques. — Les principaux types de cette catégorie sont l'épiphyse et l'hypophyse. Ce n'est pas à dire qu'ils n'aient point une valeur ancestrale et qu'ils ne soient point homologues dans tous les Vertébrés, mais il paraît difficile de les regarder comme des restes ancestraux analogues aux rudimentaires vrais, c'est-à-dire conservés seulement à cause de la proximité même de la souche dans laquelle ils étaient pleinement développés. Il y a ici autre chose, car leur origine est trop lointaine et ils ne se seraient certainement pas conservés dans toute la série des Vertébrés en y présentant à peu près partout un état rudimentaire. Ils doivent avoir une fonction quelconque et les découvertes faites ces dernières années sur le rôle glandulaire de l'hypophyse sont à ce sujet très encourageantes.

BIBLIOGRAPHIE

ÉT. GEOFFROY SAINT-HILAIRE. *Philosophie anatomique*. T. I. Paris, 1818 (Organes rudimentaires). — J. MECKEL, FRIED. *Manuel d'Anatomie générale, descriptive et pathologique*. Trad. franç. par Jourdan. Paris, 1825. T. I (Organes rudimentaires). — G. CUVIER. *Discours sur les révolutions de la surface du globe*. Paris, 1830. — J. MÜLLER. *Vergleich. Anat. der Myxinoïden*, I. Ostéologie und Myologie, 1835. — C. GEGENBAUR. *Manuel d'Anatomie comparée*. Trad. franç. Paris, 1874. — R. VIRCHOW. *Descendenz und Pathologie*, Virchow's Archiv, Bd CIII, 1886. — LE MÊME. *Ueber d. Transformismus*. Biolog. Centralblatt, Bd VII, 1887. — R. WIEDERSHEIM. *Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit*, 1902. — L. VIALLETON. *Op. cit.* à la bibliogr., p. 707.

CHAPITRE II

LES DONNÉES POSITIVES SUR L'ÉVOLUTION DES VERTÉBRÉS

Ce chapitre est consacré à l'exposé des données positives de l'évolution, c'est-à-dire des faits dans lesquels l'évolution se présente directement sous nos yeux avec une telle évidence que l'interprétation n'a presque plus aucune part dans leur explication. Lorsqu'on suit par exemple la série des formes successives de Mammifères à travers les couches tertiaires, on trouve entre elles dans nombre des cas des liens si multiples, des gradations si ménagées suivant le temps et la durée, qu'il est impossible de douter de leur filiation directe. De même l'observation embryologique nous fait assister chaque jour aux transformations profondes que peut subir un même organisme. La Paléontologie et l'Embryologie sont donc les deux sources les plus précieuses et les plus véridiques de documents positifs concernant l'évolution. Mais il faut examiner de près et avec quelque critique la masse considérable des faits fournis par ces deux sciences en faveur de l'évolution, car ils ont été souvent pris en bloc et interprétés d'une manière un peu trop simpliste, alors qu'il y a lieu de distinguer parmi eux des catégories diverses dont chacune a sa valeur propre dans la discussion des problèmes de descendance, et apporte à certains de ces problèmes une solution particulière qui précise la marche et la nature de l'évolution. Grâce à cette division du sujet la question de l'évolution se montre sous une forme beaucoup plus concrète et beaucoup plus précise, et l'on substitue à l'idée vague et chaotique de transformations indéterminées celle beaucoup plus féconde de filiations réelles, qui, si elles sont plus limitées que les généalogies invraisemblables dont on s'est contenté pendant longtemps, ont au moins l'avantage d'apporter aux problèmes morphologiques une partie de leur solution en montrant la part qui revient à la descendance dans les phénomènes qui touchent à la structure et à la forme.

I. — ÉVOLUTION PALÉONTOLOGIQUE.

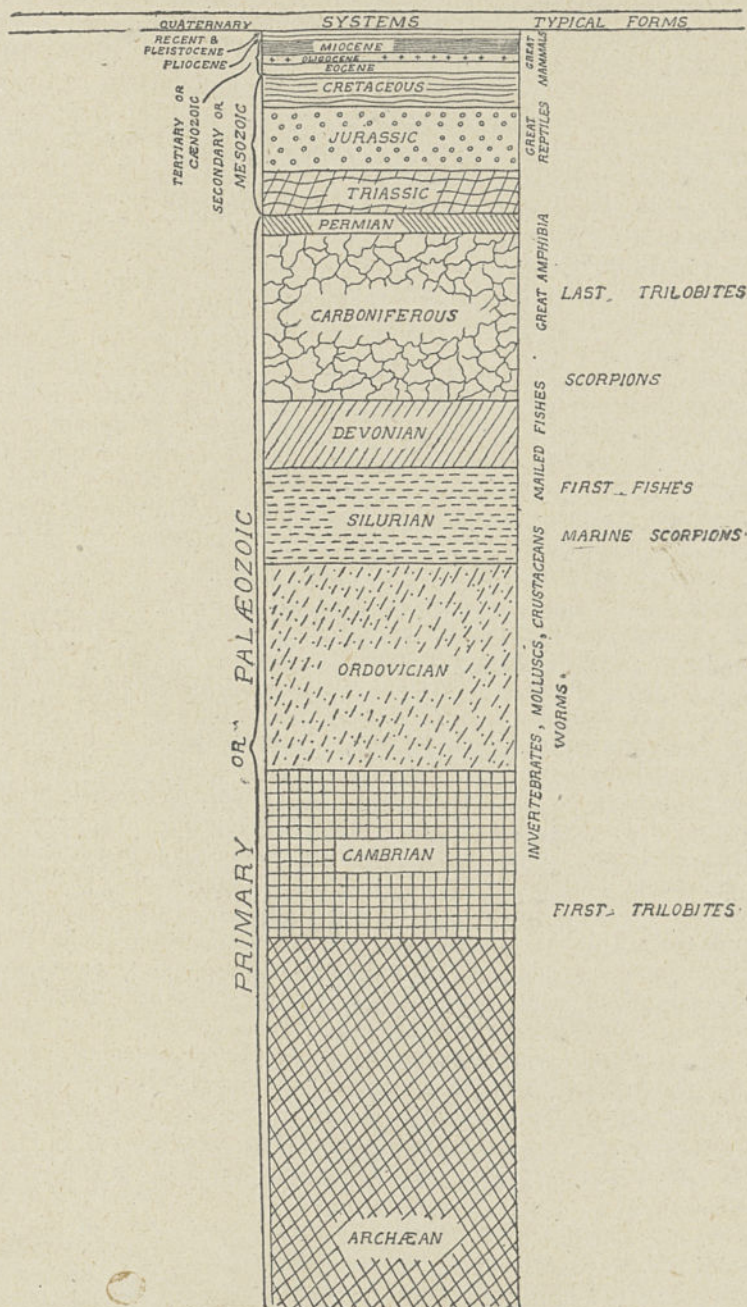
Les détails de l'évolution paléontologique ont été donnés dans la III^e partie et synthétisés dans les tableaux qui l'accompagnent. Nous ne reviendrons pas ici sur eux, mais nous essayerons de dégager les règles qui en découlent, et en

même temps nous pourrions apporter quelques corrections nécessaires ou plutôt quelques explications contenant toutes les réserves que comporte le mode de représentation adopté dans les vingt tableaux généalogiques précités. Il a déjà été indiqué que la forme même de ces tableaux est défectueuse, parce que toutes les lignes sont dans un même plan, mais on ne pouvait faire autrement.

D'autre part l'épaisseur des différentes couches et par suite la durée relative des diverses périodes géologiques n'ont pas été exactement représentées. On ne pouvait faire autrement car il aurait été impossible de loger dans la mince épaisseur du Tertiaire toutes les formes qui s'y trouvent. Mais le tableau XXI emprunté à RAY-LANKESTER corrige ce défaut et permet de se rendre compte de la durée relative des époques géologiques, en même temps que de la prodigieuse longueur des plus anciennes.

Un autre défaut plus grave, c'est la brièveté des pages qui a contraint à donner aux différents terrains des dimensions trop réduites et a empêché d'y marquer les subdivisions en étages de chacun d'eux. Il en résulte que le moment précis de l'apparition d'un groupe n'est pas toujours suffisamment marqué, et surtout que les légères différences qui séparent l'ordre d'apparition des différentes formes d'un même groupe ne peuvent être indiquées. Ainsi dans le tableau X qui représente l'ensemble des Mammifères, la plupart des groupes semblent partir du même niveau, dans l'Éocène inférieur, ce qui n'est pas exact, mais les tableaux partiels suivants rectifient en partie ce qu'il y a de trop absolu dans cette donnée. Je pense qu'on me pardonnera ces défauts et aussi le fait que certains de ces tableaux renferment quelques inexactitudes ou pourraient être améliorés par les travaux les plus récents des paléontologistes, en se rappelant qu'ils n'ont aucunement la prétention de donner une expression parfaite et irréprochable de l'état actuel de la science, mais seulement d'offrir un moyen simple, rapide et très pratique de résumer la distribution passée et présente du phylum des Vertébrés.

Ces réserves encore une fois faites, il s'agit d'abord d'examiner quelle valeur peuvent avoir les données paléontologiques et de répondre avant tout à l'objection tirée de l'imperfection des archives géologiques. Il peut paraître, en effet, bien imprudent d'attribuer à la Paléontologie une grande place en Morphologie, si ses résultats sont encore aussi imparfaits qu'on pourrait le croire d'après certains dires. Il est incontestable que des lacunes existent dans les archives paléontologiques, qu'elles sont très grandes, surtout pour les couches anciennes, à cause des remaniements ou des destructions que celles-ci ont subi, et lorsqu'on réfléchit aux conditions de la fossilisation, on se demande même comment on arrive à rencontrer tant de fossiles, et des plus délicats, comme les œufs de certains Oiseaux, assez fréquents dans quelques assises tertiaires. Cependant le nombre des espèces fossiles est très considérable. Pour les Mammifères, qui se rencontrent il est vrai surtout à l'époque la plus rapprochée de la nôtre, le nombre des espèces fossiles atteint et même dépasse celui des formes vivantes — (en 1887, on connaissait 2900 Mammifères fossiles contre 2300 vivants. ZITTEL) — et comme toute évolution conduit à une augmentation du nombre des espèces, cela prouve que les lacunes incontestables qui existent n'ont peut-être pas autant d'importance qu'on a bien voulu le dire. D'ailleurs, le développement même des formes fossiles avec la sériation si remarquable qu'il présente répond si bien à ce que pouvaient faire prévoir les considérations phylogéniques qu'il fournit un argument considérable en faveur de l'autorité des données paléontologiques actuelles. Aussi, sans discuter davantage ce point,



TABEAU XXI. — Tableau des couches géologiques.
D'après RAY-LANKESTER (emprunté à GASKELL).

on peut conclure semble-t-il avec DEPÉRET, que l'argument de l'imperfection des archives est aujourd'hui « un peu usé » et chercher à voir ce qui ressort des connaissances actuelles, quitte à le considérer comme provisoire et aussi peu catégorique qu'on le voudra.

1^o *Caractérisation précoce des Vertébrés.* — Un premier point sur lequel tout le monde est d'accord, c'est la caractérisation précoce en tant que Vertébré; des premiers fossiles appartenant à ce groupe. Les premiers animaux pourvus d'une corde dorsale que l'on rencontre (Silurien supérieur) sont les Ostracodermes et les Antiarchi, dont les affinités avec les autres Poissons sont douteuses (voy. p. 612), mais qui en tout cas ne présentent aucune transition vers une forme quelconque d'Invertébré, car la ressemblance qu'ils montrent avec certains Crustacés est purement superficielle, *mimétique* (SMITH WOODWARD), et GASKELL est seul à penser à l'existence de liens génétiques entre eux et les Gigantostacés. En tout cas, les premiers Poissons connus, qui se manifestent déjà dans les couches les plus superficielles du Silurien supérieur par des épines de nageoires, et qui sont bien représentés dès le Dévonien inférieur par des exemplaires complets, sont des Poissons incontestables pourvus de tous les caractères essentiels de leur classe et n'offrant pas la moindre transition vers des formes inférieures. Leur appareil branchial notamment, s'il présente chez certains un nombre d'arcs un peu supérieur à celui de la majorité des Poissons actuels, ne fait aucunement penser à ce qu'il est chez l'Amphioxus. De même, les caractères embryonnaires que l'on assigne souvent à ces Poissons ne doivent pas être pris dans un sens absolu et comme indiquant un état de développement inférieur à celui des représentants actuels de la classe, car ce défaut de développement porte seulement sur la colonne vertébrale, tous les autres appareils ont une structure et une complexité identiques à ce que l'on observe dans la faune vivante. La bouche est identique à celle des Poissons actuels et n'est point un paléostome comme celui qu'ont imaginé les embryologistes, il n'y a que des yeux latéraux semblables par leur taille aux yeux latéraux des Poissons vivants; les yeux pinéaux, lorsqu'il en existe une trace (trou pinéal), étaient déjà impairs et médians et ne présentent point la position latérale qu'on leur a parfois attribuée. Les rapports des régions, tête, tronc, queue, étaient les mêmes qu'aujourd'hui et rien n'autorise à croire à la présence d'un intestin post-anal.

En un mot les premiers Poissons sont très nettement caractérisés comme tels et n'indiquent aucune transition vers des formes inférieures.

2^o *Époque d'apparition des classes.* — En tenant compte seulement d'abord des données positives actuelles et en faisant toutes les réserves nécessaires sur le fait de savoir si celles-ci nous font connaître ce qui s'est passé en réalité, on peut dire que les différentes classes des Vertébrés ont apparu à des époques variables, les plus élevées se montrant les dernières, bien que dans des couches beaucoup plus anciennes qu'on ne l'avait cru tout d'abord.

La classe qui apparaît la première est celle des Poissons, nettement représentée dès le début du Dévonien; vient ensuite la classe des Amphibiens qui remonte peut-être à la même époque, mais qui n'est positivement connue que dans l'ère carbonifère à la fin de laquelle se montrent aussi les premiers Reptiles. La classe des Oiseaux est beaucoup plus jeune et n'apparaît que dans le Jurassique supérieur. Quant à celle des Mammifères, elle est très ancienne et

remonte vraisemblablement au Permien; en tout cas, elle est positivement représentée dès le Trias par une espèce au moins (*Dromatherium sylvestre*), mais au lieu de se déployer régulièrement comme le font les autres classes à partir de leur premier représentant en un phylum plus ou moins touffu, elle reste pendant tous les temps secondaires dans un état très précaire, attendant l'aurore de l'époque tertiaire pour prendre son essor et donner lieu à une magnifique floraison de formes. En conséquence, si l'on met de côté les Oiseaux, on voit que toutes les classes des Vertébrés ont apparu successivement au cours de l'ère paléozoïque; les Mammifères venus les derniers à la fin de cette période ont suspendu en quelque sorte leur développement jusqu'à la fin de l'ère mésozoïque ou le commencement du tertiaire. Chacune de ces classes est généralement représentée dès le début par plusieurs formes distinctes, et, au moins d'après les données actuelles, on ne trouve que rarement un type initial unique d'où les autres seraient sortis.

De plus ces formes se multiplient relativement vite, de sorte que les principales divisions de la classe s'ébauchent de très bonne heure et sont complètement séparées les unes des autres dès les premiers temps de la formation du phylum; celui-ci n'a donc jamais la forme d'un tronc qui ne se diviserait qu'après avoir formé une colonne de grande hauteur, mais celle d'un buisson dont toutes les maîtresses branches naissent près de terre, à peu près au même niveau.

Ainsi les Poissons sont représentés dès le début du Dévonien par leurs trois sous-classes qui se continuent jusqu'à nos jours, c'est-à-dire par les Elasmobranches, les Téléostomes et les Dipneustes. Les Elasmobranches comptent déjà en ce moment des espèces appartenant à plusieurs ordres: ceux des Holocéphales (*Ptychodontidae*), des Plagiostomes (*Tamiodontidae*), des Acanthodés, et l'ordre des Pleuroptérygiens se montre avant la fin du Dévonien.

La sous-classe des Téléostomes compte à ce moment les ordres des Crossopérygiens (avec la famille des *Osteolepidae*), puis à la fin du Dévonien, celles des *Holoptychidae* et des *Rhizodontidae* et des Chondrostéens représenté par les *Palaeoniscidae*. Enfin les Dipneustes comptent à cette époque un grand nombre de formes auxquelles s'allient sans doute les Arthrodères.

La classe des Amphibiens est représentée dès le milieu du Carbonifère par les trois ordres des Lépospondyliens, des Temnospondyliens et des Stéréospondyliens qui se montrent simultanément et ne peuvent être dérivés les uns des autres, ce qui a conduit à leur supposer un ancêtre commun plus profondément placé, par exemple, dans la période dévonienne.

Les Reptiles se montrent pour la première fois à la fin de l'ère carbonifère, représentés par la sous-classe des Prosauriens (ordre des *Microsauriens*). Ceux-ci paraissent constituer le tronc initial de la classe, mais on observe bientôt à côté d'eux des animaux très spécialisés et de grande taille, les *Proreptiles* du Permien, puis les *Théromorphes* qui commencent à apparaître à la même époque, et dès la période suivante, le Trias, huit sous-classes sur onze qu'il comptent les Reptiles existent déjà ou ont existé, et une neuvième, celle des *Ptérosauriens*, est prête à apparaître.

Pour les Oiseaux, laissant de côté l'*Archæopteryx* qui peut être pris pour l'ancêtre de tous les Neornithes ou seulement comme un parent de cet ancêtre, on peut signaler que beaucoup de groupes parfaitement distincts existent déjà côte à côte à la fin du Crétacé.

Quant aux Mammifères qui paraissent être représentés pendant longtemps par un petit nombre de formes, il faut remarquer que, si au lieu d'examiner leur

classe en bloc, on envisage à part le groupe des Placentaires, celui-ci rentre bien dans le cas général, étant représenté au début des temps tertiaires par une série de formes contemporaines, telles que les Condylarthrés, les Créodontes, les Amblypodes, les Tillodontes.

Ainsi l'arbre généalogique de chaque classe n'est point figuré par un tronc élancé ne se couronnant de branches qu'à partir d'une certaine hauteur, mais bien par un buisson plus ou moins touffu dont les maîtresses branches naissent au ras du sol. L'époque assignée par nos tableaux, d'après la Paléontologie classique, à l'apparition de ces branches est-elle définitivement fixée? Il serait bien imprudent de l'affirmer, en tout cas la tendance actuelle confirme de plus en plus la forme buissonnante des phylums, avec une tendance à reculer encore dans le temps le moment de la formation des principales branches, et pour les Mammifères notamment DEPÉRET pense que les affinités signalées entre les Condylarthrés, les Amblypodes, les Créodontes, les Pachylémuriens ont été exagérées, et que ces animaux montrent déjà des différenciations évidentes dans plusieurs directions, fait capital qui implique nécessairement l'existence antérieure de faunes placentaires encore moins différenciées qui doivent pousser de lointaines racines dans les temps secondaires. Cette manière de voir n'est d'ailleurs nullement contradictoire avec ce qui a été exposé ci-dessus, car le même auteur affirme que les phylums ou les rameaux phylétiques sont d'une manière générale extrêmement longs et se *poursuivent parallèlement sans se souder*, pendant une longue partie des temps géologiques. C'est ce qu'expriment déjà suffisamment les tableaux I à XX avec lesquels nous sommes loin du schéma bien connu suivant lequel la fin de l'ère paléozoïque aurait possédé comme Tétrapodes simplement des Amphibiens, l'ère secondaire des Reptiles, l'ère tertiaire des Mammifères.

3° *Caractères des premiers représentants des classes, formes généralisées.* —

Les premières formes de chaque classe possèdent en général des caractères communs à plusieurs d'entre elles et même parfois à d'autres classes. Ainsi les premiers Poissons se rapprochent les uns des autres par leur épaisse armure dermique, leurs membres pairs qui n'ont point encore une forme fixe pour chaque ordre mais montrent une grande variété — les nageoires pectorales de *Pleuracanthus*, par exemple, étant bisériées comme celles des Crossoptérygiens et des Dipneustes — et par une foule de caractères qui ont été indiqués dans la III^e partie. En même temps certains d'entre eux ont des caractères communs avec les premiers Amphibiens; les Crossoptérygiens, par exemple, possèdent comme ces derniers un crâne stégocéphale, des dents à ivoire plissé (labyrinthodontes), un trou pariétal. D'autre part les Stégocéphales, seuls parmi les Amphibiens, ont une armure dermique fort développée qui rappelle celle des Poissons primitifs. A cause de cela, on a souvent désigné ces formes primitives sous le nom de types collectifs ou de types mixtes, et on les a regardées comme la preuve d'une origine commune des formes réunissant ces caractères. L'analyse morphologique, tout en conservant le mot de type collectif, doit mettre en doute la valeur de semblables formes comme preuves d'une commune origine. Toutes les similitudes qui existent entre un Crossoptérygien et un Amphibien ne comblent pas l'énorme lacune qui les sépare l'un de l'autre, et pour le moment, le passage d'un animal à nageoires à un animal pourvu de membres pentadactyles est absolument incompréhensible. Qu'on se reporte à l'histoire du squelette et à celle du système musculaire et l'on verra bien

que la transformation d'une nageoire en chirodium ne nécessiterait pas seulement la disparition d'un certain nombre de basaux ou de rayons squelettiques, mais tout un remaniement dans la ceinture pectorale et dans ses connexions avec le système musculaire. L'architecture d'un Poisson ne peut non plus être transmise directement et sans intermédiaire à un Amphibien. Aussi les similitudes observées ne sont-elles peut-être pas des faits d'héritage, mais le résultat de convergences.

A côté des types collectifs, dont l'interprétation doit être réservée, les formes primitives offrent le plus souvent des caractères généralisés, c'est-à-dire communs à la plupart d'entre elles et qui peuvent devenir le point de départ de différenciations ultérieures en divers sens. On confond souvent ces types généralisés avec les types collectifs et l'un des deux termes est souvent employé pour l'autre. Le premier est préférable, parce qu'il indique simplement l'idée de la possession de propriétés générales et non la synthèse de propriétés distinctes, et parce que l'existence de types généralisés est aussi certaine que celle de types collectifs dans le sens que l'on a voulu donner à ce mot est discutable. Ces types généralisés se retrouvent au début de chaque classe. Alors les ordres n'ont point leurs caractères distinctifs arrêtés et fixés comme ils le seront plus tard. Les nageoires paires des Elasmobranches paléozoïques, par exemple, ne sont point uniquement bâties sur le type unisériel comme celles de leurs représentants actuels, mais comportent aussi le type bisériel et la singulière forme observée chez les Cladoselaches. De même les Prosauriens forment à la période permienne un type mixte ou intermédiaire que l'on peut prendre comme la forme généralisée d'où sortiront les autres formes reptiliennes. Pour les Mammifères, les Insectivores triconodontes du Crétacé sont encore une forme généralisée d'où l'évolution partira en passant à travers les types mixtes eux-mêmes et assez bien reliés entre eux des Créodontes, des Condylarthrés, des Amblypodes, des Pachylémuriens. Tous ces animaux, à pattes marcheuses pourvues de cinq doigts, à denture omnivore ou herbivore non spécialisée donneront ensuite par divergence des herbivores aussi spécialisés que les Ruminants, des Carnivores comme le Lion, des espèces pisciformes comme les Cétacés, ou aériennes comme les Chiroptères.

Partant de ces types généralisés apparaissent en effet bientôt des séries de formes divergentes qui constituent des groupes nouveaux de valeur variable (sous-classe ou ordre) et s'étendent dans la suite des temps sans jamais se confondre. Comme on l'a déjà dit ces groupes apparaissent de très bonne heure et se différencient rapidement par rapport à la durée du phylum auquel ils appartiennent. Il n'est pas question d'affirmer qu'ils se forment en un temps assez court, car la durée des périodes pendant lesquelles ils prennent naissance est elle-même fort longue (voy. le tableau XXI, p. 717), mais en tout cas cette durée est infime par rapport à celle du phylum tout entier, de sorte que la figuration de ce dernier peut être représentée par des branches parallèles bien plutôt que par une dichotomie plus ou moins régulière. On pourrait soulever encore à ce propos la question de l'imperfection des archives géologiques, mais la répétition constante de ce phénomène (apparition précoce des groupes) pour chaque classe, et à des époques très différentes est trop frappante pour être négligée ou pour être attribuée au hasard.

Les premiers représentants des rameaux ainsi formés se rapprochent encore assez les uns des autres, et la position systématique des espèces a donné parfois lieu à des divergences ou à des contestations. Certains Poissons du Dévo-

nien par exemple ont été attribués tantôt aux Crossoptérygiens, tantôt aux Dipneustes, mais les caractères se précisent bientôt assez nettement pour que les rameaux prennent dès le voisinage de leur origine l'indépendance et le parallélisme entre eux dont il a été parlé déjà. Ils forment dès lors des phylums bien distincts et d'importance très variable suivant les cas.

4° *Caractères des phylums.* — Lorsqu'il s'agit d'êtres très anciens, paléozoïques ou même mésozoïques, la connaissance de ces phylums est naturellement assez imparfaite car c'est pour eux surtout que se font sentir les lacunes causées par les profonds remaniements des couches et notamment par l'érosion et la dénudation. Aussi les séries qu'ils forment sont beaucoup moins riches et beaucoup moins touffues que les plus récentes, et des groupes d'une compréhension assez étendue, des sous-classes, par exemple, sont représentées seulement par un nombre de formes qui conviendrait plutôt à des groupes de moindre valeur. Ainsi, parmi les Reptiles, les sous-classes des Ptérosauriens, des Ichthyosaures, des Plésiosaures, des Pythonomorphes, sont très étroitement limitées et ne comportent pas de subdivisions plus importantes que des familles. On fait néanmoins de chacun de ces groupes une sous-classe à cause de la spécialisation de leur structure, mais on peut se demander si leur pauvreté relative en espèces est un caractère propre de leur évolution ou si elle résulte simplement de l'imperfection de nos connaissances. Il faut remarquer toutefois en faveur de la première hypothèse que ces formes constituent des groupes phylétiques bien liés, car pour la plupart d'entre elles on suit aisément l'évolution des formes qui se succèdent assez graduellement et dans un ordre régulier. (Voy. III^e partie).

Mais lorsqu'on s'adresse à des groupes plus récents, aux Mammifères par exemple, la richesse des documents devient bien plus considérable et l'on peut suivre l'évolution de certains groupes presque pas à pas, d'une manière tout à fait satisfaisante. Pour se faire une idée de la marche de l'évolution paléontologique des Vertébrés il est donc tout à fait légitime de choisir des exemples parmi ces êtres, et c'est ce que nous ferons en utilisant fréquemment les données récentes de DÉPÉRET.

Pour cet auteur, l'évolution se fait avec une vitesse variable, mais toujours par une très nombreuse série de rameaux se développant parallèlement et par mutation graduelle à travers les âges géologiques, sans contacts ni passage d'un rameau à un autre, sauf les cas de bifurcation qu'il est bien rarement donné de saisir avec certitude. Certains groupes (familles ou genres) sont monophylétiques, c'est-à-dire développent leurs mutations suivant une seule série; d'autres genres, au contraire, et c'est le plus grand nombre, sont polyphylétiques, c'est-à-dire formés d'un faisceau de sous-rameaux qui se développent parallèlement entre eux en suivant les mêmes lois que les rameaux principaux. Les trajets de ces rameaux sont tantôt très longs, pouvant embrasser presque l'ensemble des temps géologiques, tantôt plus courts et limités à quelques étages. Mais il semble que le progrès des connaissances tend à allonger de plus en plus par le bas la plupart de ces rameaux raccourcis dont la faible longévité apparente s'explique le plus souvent par de simples lacunes de nos connaissances.

Un des rameaux les plus longs qu'il soit possible de reconstituer avec certitude à l'heure actuelle pour les Mammifères est celui de la famille des Anthracothéridés. Cette famille dont le maximum de prédominance est à

l'époque oligocène se partage en un assez grand nombre de rameaux phylétiques ayant évolué parallèlement sans se confondre et dont les trois principaux sont : 1° le rameau *Anthracotherium*; 2° le rameau *Brachyodus*; 3° le rameau *Ancodus*. Ce dernier est très court et limité, dans l'état de nos connaissances, à la partie tout à fait inférieure de l'Oligocène. Les deux autres sont au contraire très longs et se poursuivent, en restant distincts, depuis leur apparition simultanée au milieu de l'Éocène, l'un l'*Anthracotherium* jusqu'à la fin de l'Oligocène, l'autre le *Brachyodus* jusque dans le Miocène inférieur. Pour ce dernier, il est facile de suivre son évolution qui commence par des animaux de la taille d'un Chevrotain pour arriver très graduellement à d'autres aussi grands qu'un Rhinocéros. Ce rameau est simple ou monophylétique, sauf une petite branche latérale de l'Oligocène inférieur représenté, par *Brachyodus cluai*.

Un autre exemple permet de préciser encore mieux la manière de voir du paléontologiste lyonnais, il est tiré de la famille des Lophiodontidés. Cette petite famille est composée de deux phylums principaux, celui des *Chasmothorium* et celui des *Lophiodon*, ce dernier comprend lui-même trois sous-rameaux parallèles à évolution indépendante, comme le montre le tableau ci-joint.

RAMEAU LOPHIODON

Étage Bartonien.....	<i>L. lautricense</i>	<i>L. Thomasi</i> .	} <i>L. leptorhyncum</i> .
Étage Lutécien supé- rieur.....	{ <i>L. rhinoceros</i>	} <i>L. parisiense</i> .	
	{ <i>L. tapiroides</i>		
	<i>L. isselense</i>		} <i>L. occitanicum</i> .
Ét. Lutécien inférieur.	»	<i>L. medium</i> .	} <i>L. subpyrenaicum</i> .
Étage Yprésien.....	<i>L. remense</i>	<i>L. remense</i> .	

5° *Mode d'apparition des espèces fossiles*. — Si l'on tente de préciser le *mécanisme observable* de l'apparition des formes fossiles, ou si l'on préfère les procédés mis en œuvre par la nature pour la formation des espèces et des genres et le développement de nouveaux rameaux, on se trouve en présence de deux opinions émises depuis longtemps et à première vue absolument contradictoires. Les uns y voient le résultat de *modifications lentes et graduelles* accumulées par l'effet du temps. D'autres, au contraire, croient à l'*apparition brusque* de véritables espèces (hypothèse de la *saltation*). Il est parfaitement possible d'attribuer une part à chacun de ces procédés, mais il faut pour cela établir au préalable une distinction fondamentale et qui a été trop négligée entre l'*évolution directe*, et pour ainsi dire normale d'un rameau déjà formé, et la *variation latérale* qui seule peut conduire à la naissance de nouveaux rameaux et à la divergence des groupes (DEPÉRET).

L'évolution directe s'observe dans tous les groupes aussi bien des Invertébrés que des Vertébrés, elle s'accomplit dans des séries de formes dont les différents termes suivis pas à pas, d'étage en étage, et même de zone en zone, sont reliés les uns aux autres par des transitions presque insensibles. Les espèces et les genres ainsi formés restent toujours étroitement apparentés entre eux et ne divergent point assez pour former des familles naturelles distinctes. « Cette évolution semble se produire d'une manière pour ainsi dire spontanée et indé-

pendante de l'action de causes modificatrices empruntées au milieu extérieur. » (DEPÉRET). Elle s'effectue suivant le procédé de la variation lente et des passages graduels.

Le procédé lent de l'évolution directe permet d'expliquer le développement des espèces et des genres d'un même rameau naturel; en revanche, il ne paraît pas à même de provoquer les divergences nécessaires pour amener la bifurcation des divers rameaux d'une même famille et celles plus importantes encore qui doivent conduire à la différenciation des ordres, des classes et des divisions supérieures du règne animal. Ces phénomènes rentrent tous dans le domaine de la variation latérale dont le mécanisme est encore très obscur. Peut-être l'une de ses causes est-elle l'isolement géographique qui, combiné avec les changements du milieu, pourrait amener des modifications assez rapides dans la forme et dans la structure des espèces. Peut-être aussi se produit-il des variations brusques (saltations), qui orienteraient pour ainsi dire soudainement dans un sens nouveau l'évolution de certaines espèces d'un rameau, de manière à donner naissance à un rameau secondaire plus ou moins divergent. Quelque singulière que puisse paraître cette opinion aux partisans exclusifs du célèbre adage *natura non facit saltus*, elle a été cependant adoptée par des paléontologistes, comme COPE et DOLLO et bien d'autres qui « voyaient surtout là un moyen commode d'expliquer par une autre voie que par l'éternel argument un peu usé de l'insuffisance des documents paléontologiques les brusques apparitions des groupes et l'absence de formes de passage, phénomènes si fréquents, on pourrait dire si généraux, au cours de l'histoire du développement des animaux fossiles » (DEPÉRET). La distinction entre la variation directe lente et la variation latérale brusque ou tout au moins rapide est absolument capitale, car elle permet, sinon d'expliquer, du moins d'exprimer exactement ce que l'on observe en Paléontologie, c'est-à-dire l'existence de longues séries continues et l'absence de liens à la base de beaucoup d'entre elles.

On rencontre en effet très fréquemment des séries qui se poursuivent régulièrement pendant un certain temps en subissant des changements graduels, mais leur commencement est inconnu et les différences de structure que l'on peut constater entre leurs premiers représentants et les derniers sont insignifiantes à côté de celles qui existent entre eux et les groupes originels auxquels on les rattache hypothétiquement. Ainsi, dans la série des Cétacés, la forme la plus ancienne connue (*Zeuglodon*) a évidemment une structure beaucoup plus généralisée que celle des Cétacés actuels (orifices nasaux placés plus en avant, dents à couronne multicuspidée), mais ces différences sont bien peu de chose à côté de l'ensemble des faits qui la caractérisent déjà comme Mammifère pisciforme — absence de membres postérieurs, queue motrice, forme générale du corps et vraisemblablement aussi certaines corrélations organiques comme la disposition horizontale du diaphragme — et qui la séparent absolument des Créodontes dans lesquels on cherche parfois son ancêtre inconnu. En un mot l'hiatus est beaucoup plus grand entre le premier Cétacé connu et le Mammifère primitif de type mixte d'où il a pu sortir qu'entre lui et le dernier anneau de la série des Cétacés. On pourrait en dire autant pour les Siréniens et plus encore pour les Chiroptères, car il n'existe guère de développement propre au sein de ce groupe et les derniers diffèrent fort peu des premiers. Parmi les Reptiles, les Ptérodactyles offrent aussi l'exemple d'une série régulière et suivie, mais dont l'origine est absolument inconnue, et qui n'est point annoncée d'avance par des formes de passage.

Le lecteur trouvera d'ailleurs dans la III^e partie de nombreux exemples analogues sur lesquels l'attention est attirée, dans les tableaux, par le pointillé reliant un phylum à son origine supposée. Toutes les fois que le pointillé existe, c'est que le lien génétique manque ou est encore inconnu.

6^o *Formes de transition.* — Ceci paraît un peu contradictoire avec ce que l'on dit si souvent de l'abondance des formes de transition révélées par la Paléontologie, mais la contradiction n'est qu'apparente, elle tient à ce que l'on n'a pas assez distingué entre ces formes et pas nettement précisé à quelles catégories elles appartiennent. Il y a des formes de transition dans les séries directes, le long d'un même rameau, elles manquent au contraire d'une manière presque totale aux points de bifurcation des rameaux. C'est ce dont on s'est bien aperçu au fur et à mesure que l'on a pénétré plus profondément dans la connaissance des animaux fossiles et mieux apprécié la valeur réelle des formes intermédiaires et leur place systématique. Au début, un premier coup d'œil superficiel avait fait croire à des rapprochements inattendus exprimés dans des noms composés comme celui d'Ichthyosaure ou Saurien-poisson. Mais un Ichthyosaure ne participe pas plus de la nature des Poissons qu'un Dauphin, c'est un Reptile pisciforme comme le Dauphin est un Mammifère pisciforme. Loin qu'il y ait chez lui la moindre transition vers les Poissons, il y a simplement une convergence de formes reposant sur un matériel morphologique absolument distinct et divergent.

Dans d'autres cas on n'a pas commis une faute aussi lourde, mais une appréciation inexacte de la valeur des différents caractères a fait regarder comme intermédiaires des formes nettement caractérisées, mais un peu moins spécialisées seulement que leurs descendants. Ainsi *Hesperornis* et *Odontornis* du Crétacé ont été rapprochés des Reptiles par certains auteurs parce qu'ils sont pourvus de dents, mais la présence de ces dernières n'a point une si grande importance. Les dents peuvent manquer dans nombre de groupes sans que ceux-ci perdent les traits essentiels de leur structure et doivent être séparés de leurs parents dentés. L'absence de dents s'observe en effet chez certains Théromorphes, chez quelques Ichthyosaures et chez certains Ptérodactyles. Dira-t-on pour cela que ces derniers sont plus rapprochés des Oiseaux que leurs parents munis de dents? Ce serait absurde, car un seul caractère ne suffit pas à créer une affinité réelle et les Ptéranodontes ne sont pas plus voisins des Oiseaux que les Ptérodactyles. Les Oiseaux dentés prouvent simplement que les dents ne sont point incompatibles avec le type avien, mais la présence de ces dents ne constitue point du tout une transition vers les Reptiles, car pour tous leurs autres caractères *Hesperornis* et *Odontornis* sont des Oiseaux parfaits ayant toutes les corrélations du groupe. *Hesperornis* même a déjà subi une régression, il a perdu le pouvoir de voler, ce qui implique (voy. p. 659, III^e partie) un long passé d'Oiseau. Est-il besoin à propos des mêmes animaux de rappeler que leurs vertèbres biconcaves les avaient fait rapprocher à un moment donné des Poissons, et qu'ils étaient représentés comme un type collectif réunissant le corps d'un Oiseau, les dents d'un Reptile, les vertèbres d'un Poisson? Ces vertèbres biconcaves n'avaient cependant rien de commun avec celles des Poissons comme on peut facilement l'imaginer, elles dépendaient simplement d'un état de développement moins avancé que celui des Oiseaux actuels. C'étaient des vertèbres d'Oiseau non entièrement développées, et la colonne formée par elles rappelait certains traits de la colonne

des Téléostomes, mais rien de plus. Il s'agissait d'une loi du développement organique du squelette axial, et non d'un souvenir ancestral.

L'*Archæopteryx* a souvent été donné comme un type intermédiaire entre les Reptiles et les Oiseaux ; il suffit de se reporter aux détails donnés page 652, pour voir qu'il est beaucoup plus voisin des Oiseaux que des Reptiles et que lui encore ne constitue pas le point de bifurcation cherché. Il ne forme pas non plus un anneau direct de la chaîne ancestrale des Oiseaux, mais bien plutôt un membre d'un chaînon latéral à celle-ci et toute son organisation a des corrélations plutôt parallèles à celles des Oiseaux que conduisant à ces derniers.

Le point de bifurcation entre Amphibiens et Reptiles n'est pas non plus fixé et si l'on en juge par le développement de leurs vertèbres il y a bien plutôt divergence entre eux que continuité. Quant aux Mammifères que tant de ressemblances rattachent aux Théromorphes, il est bien évident qu'ils n'en descendent point directement, ces derniers sont beaucoup trop évolués, et de trop grande taille pour pouvoir les avoir engendrés. Les formes transitionnelles des Théromorphes ne sont donc point vraiment intermédiaires et ne sont point l'anneau unissant les Mammifères aux Reptiles. L'étude de la III^e partie et des tableaux donnera d'autres exemples de cette absence générale des formes de liaison qui devraient exister entre les groupes au voisinage de leur souche commune. Nous y reviendrons encore plus loin, lorsque nous examinerons dans le chapitre III les données d'ensemble sur l'évolution des espèces.

7^o *Évolution et destinée des phylums.* — Voyons maintenant quelles sont l'évolution et la destinée de ces rameaux phylétiques parallèles qui constituent le fond même du règne animal. Une première chose frappe d'abord, c'est l'inégalité de leur puissance ; les uns sont très grêles, à peine pourvus de branches latérales, les autres sont très touffus, riches en ramifications secondaires, et ces différences s'observent dans toutes les classes. Parmi les Reptiles par exemple, les Ichthyosauriens et les Ptérosauriens forment des phylums beaucoup plus pauvres que celui des Dinosauriens. Il en est de même chez les Mammifères pour les Périssodactyles comparés aux Artiodactyles.

D'une manière générale, chaque phylum commence, comme l'a indiqué COPE, par des formes de petite taille qui s'accroissent graduellement pour arriver à donner les animaux les plus gigantesques. Cette loi a été établie surtout d'après l'étude des Mammifères qui en donnent des preuves éclatantes et multiples, mais elle se vérifie aussi pour la plupart des autres Vertébrés. Ainsi, parmi les Elasmobranches, les Squales du genre *Carcharodon* s'accroissent en taille en passant de l'Éocène inférieur au Pliocène. Les Acanthodés du Dévonien commencent par de petites espèces de 7 centimètres de longueur et atteignent dans le Carbonifère 30 centimètres et plus. Parmi les Dipneustes, les plus anciens appartenant au genre *Dipterus* mesuraient environ 50 centimètres, ceux du Carbonifère 1 m. 50.

Les Stégocéphales commencent dans le Carbonifère inférieur par de petites espèces (20 à 50 centimètres), et se terminent dans le Trias par des individus énormes dont le crâne seul mesurait près d'un mètre de longueur (*Mastodonsaurus*).

Les premiers Reptiles sont peut-être représentés par les Microsauriens, animaux de très petite taille, et les Prosauriens qui leur succèdent immédiatement sont également très petits comparés aux gigantesques Dinosauriens,

comme les ancêtres probables des Pythonomorphes sont bien loin de la taille du gigantesque *Mosasaurus*.

Pour les Mammifères la loi de l'accroissement de taille se présente avec une telle netteté qu'elle est souvent utilisée comme un véritable critérium pour la reconstruction des rameaux phylétiques. Le rameau des *Brachyodus*, par exemple, commence par un petit animal (*Catodus Rutimeyeri*) de la taille d'un Lièvre, pour finir par *Brachyodus onoideus*, de celle d'un grand Rhinocéros.

Celui des Mastodontes commence par un être dont la taille n'excède pas celle d'un petit Rhinocéros et arrive aux gigantesques *Mastodon longirostris* et *M. arvernensis*. Il est inutile de citer d'autres exemples que l'on trouvera en foule dans la III^e partie.

Avec l'accroissement de taille marche de pair la *spécialisation* de plus en plus complète des espèces dans un sens déterminé. La spécialisation porte en général sur un organe ou un groupe d'organes liés entre eux au point de vue fonctionnel et qui subissent une série de modifications graduelles dirigées dans le sens du perfectionnement d'une fonction déterminée. Ainsi la fonction locomotrice des membres peut subir une série de spécialisations très étroites en vue de la course, du saut, de la natation, du vol. La denture partant d'un type omnivore à molaires mamelonnées par exemple se spécialise en la denture carnassière parfaite des Félidés à molaires tranchantes adaptées à sectionner la chair récente, ou bien en la denture des Ruminants dont les molaires ont des crêtes longitudinales semi-lunaires pour le broiement des végétaux par les mouvements latéraux des mâchoires ; ces crêtes deviennent transversales si les mouvements se font d'avant en arrière comme chez les Éléphants et chez les Rongeurs.

L'évolution de tous les phylums n'est qu'une longue spécialisation qui s'exerce sur toutes leurs branches et les différencie de plus en plus les unes des autres. Cette spécialisation ne comporte pas toujours, comme on pourrait le penser, une différenciation nouvelle des parties, un accroissement de leurs composants, mais bien plus souvent au contraire une diminution de ceux-ci et une réduction de l'organe tout entier. Le développement est autant régressif que progressif. Ainsi les membres les mieux adaptés à la course, ceux du Cheval, sont monodactyles et ont perdu plusieurs os existant chez les formes ancestrales. La denture spécialisée des Mammifères actuels est plus réduite que celle de leurs prédécesseurs. L'aile des Oiseaux a son troisième segment très réduit par rapport à ce qu'il est dans le membre typique. L'aile des Chauves-Souris présente un développement énorme des phalanges de tous les doigts, mais dans celle des Ptérodactyles le cinquième seul a des phalanges hypertrophiées. D'autre part comme exemples de multiplication, on peut citer l'hyperdactylie de certains Ichthyosaures et l'hyperphalangie qui leur est commune avec certains Cétacés.

La spécialisation qui est la marque du plus haut développement d'un phylum est aussi l'indice de sa disparition prochaine, car c'est le sort commun de tous les rameaux phylétiques de s'éteindre après avoir atteint un maximum de puissance et d'éclat.

À côté des Ostracodermes dont la durée est des plus courtes parmi les Vertébrés, on voit que dans les Poissons les ordres des Ichthyotomi, des Pleuropterygii ont disparu depuis longtemps ; les Crossoptérygiens ne sont plus représentés que par deux genres, tout le groupe si puissant des Arthrodères a aussi

entièrement disparu. Les Dipneustes sont réduits à trois genres et des familles nombreuses des divers sous-ordres sont éteintes depuis longtemps.

Tous les Stégocéphales ont disparu depuis la fin du Trias, et les Amphibiens, ces premiers représentants des Quadrupèdes, sont actuellement réduits à des formes peu compliquées, de petite taille, presque embryonnaires relativement aux Labyrinthodontes triasiques.

Dans les Reptiles, sur onze sous-classes, cinq seulement se prolongent jusqu'à nos jours, dont l'une (Prosauriens) avec un seul représentant, et parmi les autres celle des Crocodiliens présente seule une organisation assez élevée. Les Reptiles de l'époque secondaire, bien supérieurs par leur structure, leur taille, leur variété à ceux de notre époque, ont entièrement disparu. Ichthyosauriens, Plésiosauriens, Dinosauriens, Théromorphes, Ptérosauriens, Pythonomorphes se sont éteints sans laisser de postérité.

L'*Archæopteryx* a disparu de même.

Parmi les Mammifères l'extinction ne porte point toujours sur des groupes aussi importants et aussi distincts que ceux des Reptiles, et à part les Multituberculés, le plus souvent ce sont des familles seules qui ont disparu, mais cette différence s'explique facilement par la moindre durée des Mammifères, et il y a assez d'indices d'appauvrissement dans beaucoup de leurs groupes actuels pour marquer leur fin prochaine alors même que l'Homme ne s'y emploierait pas avec le succès que l'on sait.

La question de l'extinction des espèces est fort importante pour la solution des problèmes génétiques. Se trouve-t-on en présence d'une extinction véritable, c'est-à-dire d'une disparition totale, ou bien au contraire d'une transformation par suite de laquelle l'espèce prétendue éteinte se trouverait en réalité continuée par sa forme dérivée? Il n'y a pas de doute que dans l'immense majorité des cas il s'agit bien d'une extinction. Les Mammifères qui remplacent dans le Tertiaire les Reptiles disparus ne proviennent point de ceux-ci, ce ne sont ni des Dinosauriens, ni des Ptérosauriens, ni des Ichthyosauriens transformés en Condylarthrés, Chiroptères, Cétacés, mais des êtres nouveaux dont on suit l'origine dans une tout autre direction que celle des Reptiles secondaires. Partout les formes actuelles ne se montrent point comme les rameaux terminaux nés relativement tard sur des branches anciennes, mais elles ont elles-mêmes un passé fort long. Elles prennent naissance près de la souche même des arbres phylogéniques, se continuent souvent longtemps avec un développement très faible jusqu'au moment où elles s'épanouissent et remplacent d'autres rameaux desséchés et disparus. C'est le cas pour les Mammifères qui, contemporains ou à peu près des premiers Théromorphes, ont languie pendant toute la période secondaire avant de prendre au Tertiaire leur plein épanouissement. Comme le dit DEPÉRET, l'évolution générale du monde animal se présente à nous comme constituée par un faisceau innombrable de rameaux phylétiques évoluant parallèlement et sans se confondre pendant une série plus ou moins longue de périodes géologiques. Chacun de ces rameaux aboutit avec une vitesse variable à des mutations de grande taille et à caractères très spécialisés, qui s'éteignent sans laisser de descendants. Lorsqu'un rameau disparaît par extinction, il est pour ainsi dire relayé (DEPÉRET) par un autre rameau à évolution jusque-là plus lente qui traverse à son tour les phases de maturité et de vieillesse qui doivent la conduire à sa fin.

Il existe cependant des cas où la prétendue extinction des phylums n'est autre chose qu'une transformation, et cela s'observe notamment pour les

formes généralisées qui existent à la base de beaucoup de rameaux phylétiques. Il est clair par exemple que les ordres des Condylarthrés, des Créodontes, des Pachylémuriens n'ont point entièrement disparu mais se sont transformés en les ordres qui en dérivent, comme on peut le voir dans les différents tableaux. Toutefois les extinctions ne font point défaut chez les Mammifères. Les Multituberculés, les Amblypodes, les Toxodontes, les Typothériens, les Tillodontes, les familles des Hyrachthéridés, Paléothéridés, Lophodontidés, Macrauchénidés, Titanothéridés, Chalicothéridés, Anthracothéridés, Sivathéridés, etc., en sont la preuve (DEPÉRET). Par conséquent la loi d'extinction est bien fondée, et la durée d'existence des rameaux phylétiques n'est pas indéfinie comme le voulait la logique de l'hypothèse de DARWIN.

Lorsqu'un rameau s'éteint, il est remplacé par un autre appartenant parfois à une souche toute différente, et qui prend la place et la fonction du premier. Ces substitutions se rencontrent fréquemment dans l'histoire des Vertébrés, mais nulle part elles ne sont plus frappantes que pour les Quadrupèdes. Ceux-ci forment, en effet, trois classes qui se succèdent régulièrement : les Amphibiens occupant la fin de la période paléozoïque et l'aurore de la période suivante, les Reptiles dominant à l'époque secondaire, et les Mammifères à l'époque tertiaire. L'existence de Reptiles paléozoïques et de Mammifères secondaires ne peut être objectée, pour le point de vue envisagé maintenant, à cette loi de succession, car ces animaux étaient à ces époques représentés par de trop rares échantillons pour modifier la physionomie générale de la faune. Or, chacune de ces faunes successives, amphibienne, reptilienne, mammalienne, est représentée par les animaux les plus divers, et adaptés aux genres de vie les plus opposés. Déjà les Amphibiens de l'ère paléozoïque et du Trias montrent des types aussi différents que les grands Labyrinthodontes, les petits Branchiosaures et les Aistopodes. Déjà parmi eux se rencontrent des espèces menant la vie de nos Urodèles actuels qu'elles rappellent de très près par leur forme et par leur taille, n'en différant que par des traits de structure alors communs à tous les Vertébrés, comme l'armure dermique. D'autres espèces grimpaient dans les arbres et font penser aux Lézards; les formes Apodes éveillent naturellement l'idée de Serpents, et les Labyrinthodontes remplissaient le rôle des grands carnassiers, des Crocodiles par exemple dont ils avaient sans doute le genre de vie.

A partir des Reptiles le développement des formes et la quantité des adaptations se multiplient. A côté de sous-classes très spécialisées, comme les Ichthyosaures entièrement aquatiques tenant dans les mers secondaires la place de nos Cétacés actuels, et les Ptérodactyles qui furent sans doute pendant l'époque du Jurassique inférieur les seuls habitants des airs, d'autres groupes plus ramifiés et plus nombreux renfermaient à la fois des espèces carnivores et d'autres herbivores (Dinosauriens, Théromorphes). Dans un même phylum, pourtant de brève durée, celui des Théromorphes, on rencontre à la fois des Carnivores rappelant les Carnivores actuels, des Herbivores comme les Pareiasauriens, des animaux dont les fortes mâchoires édentées, ou pourvues d'une seule paire de dents lacérantes, étaient probablement revêtues d'un bec corné (*Oudenodon*). Les Dinosauriens avaient une richesse de formes vraiment inouïe, comptant à la fois de grands Herbivores massifs à pieds munis de sabots (*Stegosaurus*, etc.), ou à tête énorme pourvue de cornes plus nombreuses et plus diverses que celles des Rhinocéros (Cératopsidés), ou encore à marche bipède comme les Kangaroos (*Iguanodon*), et des Carnivores variés offrant depuis la taille d'un Chat jusqu'à celle d'un Éléphant. En un mot, le tableau des Rep-

tiles secondaires montre que ces animaux se sont développés dans tous les sens, de manière à occuper aussi complètement que possible la surface du globe, tant sur les terres que dans les mers. Ils ont réalisé les genres de vie les plus différents: aquatique, aérien, terrestre, avec leurs modalités infiniment variées, et n'ont laissé inoccupée pas la moindre parcelle du domaine qui leur était affecté, pas plus qu'ils n'ont négligé aucune des fonctions, même les plus infimes, qui peuvent trouver leur emploi dans l'économie d'un monde vivant déjà aussi varié qu'il l'était à cette époque.

Lorsque, à la fin de la période secondaire, le règne des Reptiles est achevé, celui des Mammifères commence et ces derniers montrent la même tendance à se multiplier et à se différencier pour occuper toute la surface et tous les emplois disponibles. Les Cétacés remplacent les Ichthyosaures, les Chauves-Souris les Ptérodactyles, les Ongulés se substituent à certains des Dinosauriens herbivores, avec les différences que comporte l'évolution de la flore (dents propres à broyer le gazon).

Les Carnivores ont succédé à la fois aux Théromorphes, à certains Dinosauriens, et peut-être aussi (Pinnipèdes) aux Plésiosauriens, qui n'étaient point sans doute des animaux de haute mer.

8° *Évolution et progrès.* — Ces remplacements successifs, qui expliquent tant de convergences et permettent de comprendre comment elles se sont produites, n'ont pas consisté cependant en de simples substitutions, laissant en fin de compte des organismes équivalents sinon identiques et dont la complexité et la délicatesse ne se seraient point accrues. Elles se sont accompagnées de progrès. Ce progrès est incontestable, mais il faut examiner de près en quoi il consiste, parce que la notion même du progrès accompli dans le cours des temps est des plus confuses dans l'esprit du public non averti.

Le progrès en Morphologie n'est pas facile à définir, car il peut s'accompagner de phénomènes absolument opposés, d'augmentation ou de réduction du nombre des parties. Ainsi c'est un progrès pour la nageoire des Ichthyosaures d'augmenter le nombre des phalanges et même des doigts, et c'en est un autre non moins évident pour le Cheval que de diminuer le nombre de ces derniers. L'idée de progrès dans les cas de cette nature ne peut donc être affirmée qu'après la connaissance parfaite de l'adaptation que réalise la nouvelle structure, et en somme que d'après un point de vue spécial.

La patte du Cheval est en effet un progrès incontestable au point de vue de la facilité et de la perfection de la course, il serait plus difficile de dire si elle est un progrès réel par rapport à celle du Tapir, car ce dernier, qui est un des plus anciens Mammifères connus, doit avoir des pattes aussi parfaites pour lui, aussi bien en rapport avec le reste de sa structure. De même on pourrait discuter laquelle est la plus parfaite de la ceinture scapulaire plus compliquée des Reptiles et de celle plus simple des Mammifères. A nombre de points de vue la première l'emporte sur la seconde, mais si l'on réfléchit que celle-ci permet à son tour la libération de toutes les côtes et la facilité des mouvements rythmiques du thorax il ne peut y avoir doute que l'avantage est pour elle. L'appréciation du progrès est donc assez délicate. Elle l'est d'autant plus qu'un organisme considéré dans quelques-unes au moins de ses parties se trouve à des niveaux bien différents de l'échelle progressive établie d'après la classe à laquelle il appartient. On admet généralement une gradation ascendante régulière entre les Poissons, les Amphibiens, les Reptiles et les Mammifères, mais l'échelle ainsi

formée n'est point continue et les fragments de sa graduation établis d'après l'organisation des Reptiles chevauchent en grande partie sur ceux qui appartiennent aux Mammifères ou tout au moins leur sont parallèles. Un Théromorphe ou un Dinosaurien qui marchaient sur leurs pattes dressées, le ventre bien au-dessus du sol, étaient beaucoup plus rapprochés d'un Mammifère qu'on ne l'imaginerait d'après les caractères généraux des Reptiles, ils étaient en tout cas infiniment supérieurs aux Mammifères leurs contemporains, peut-être même à certains petits Rongeurs actuels.

Le progrès que nous concevons et qui s'est en effet réalisé n'a pas été obtenu par une chaîne continue d'individus graduellement compliqués s'engendrant les uns des autres; il s'est produit çà et là de diverses manières et en employant des instruments différents. Il y a eu une infinité de progrès partiels et de dégénérescences plus ou moins limitées. Mais quand on envisage le développement des Vertébrés dans son ensemble, on peut admettre, avec COPE, qu'il y a une *ligne d'évolution générale* indiquant un progrès accompli, et ce progrès porte essentiellement sur l'appareil circulatoire et sur la vie de relation. L'appareil circulatoire s'est évidemment développé dans le sens de la complexité, à mesure que les animaux passaient de la respiration branchiale à la respiration pulmonaire. Quant aux appareils de la vie de relation leur progrès est aussi incontestable, et, comme GAUDRY l'a montré par beaucoup d'exemples, les êtres les plus récents se distinguent des plus anciens surtout par le développement de leur activité et de leur intelligence.

Pour ce qui regarde l'activité, c'est-à-dire la rapidité des mouvements, il ne peut y avoir le moindre doute; chacun sait combien sont différentes les réactions d'un muscle de Tortue ou de Grenouille et celles d'un muscle de Mammifère ou d'Oiseau, mais en outre il n'est pas bien difficile de voir que les grands Reptiles secondaires devaient être incomparablement lents à côté des Mammifères qui les remplacent aujourd'hui. La disposition du squelette et des membres de Dinosauriens herbivores n'indiquent point des animaux souples et bien disposés pour la course, mais des êtres lourds et peu mobiles. L'Ichthyosaure était sans doute moins vite que les Cétacés actuels, si l'on en juge par la conservation de ses membres postérieurs, dont la présence n'indique point une locomotion bien rapide dans laquelle ils n'ont à jouer aucun rôle.

Quant à l'intelligence, son développement progressif est jugé par l'augmentation de volume du cerveau et la formation de sillons sur ses hémisphères, faits de date relativement récente et que l'on a vu s'effectuer pour ainsi dire au sein des familles de Mammifères, sans entraîner dans la structure d'autres changements pouvant donner lieu à de nouvelles subdivisions systématiques. Le cerveau des Mammifères de l'Éocène inférieur et moyen est chez certains d'entre eux excessivement petit et les figures ci-après, empruntées à MARSH, montrent son accroissement dans des espèces dont le reste de la structure est loin d'avoir subi des modifications correspondantes. Un *Coryphodon* se comportait vraisemblablement au milieu des êtres qui l'entouraient comme pourrait le faire de nos jours un Cheval sauvage, mais le cerveau de ce dernier a grandi, comme celui de tous ses compagnons, et il est indubitable que la vie comporte aujourd'hui plus d'intelligence qu'elle n'en supposait au commencement du tertiaire. Les Créodontes d'alors avaient un cerveau lisse remplacé chez leurs descendants par le cerveau très plissé des Chats et des Chiens, et la plupart des Mammifères ont accompli une évolution cérébrale analogue. Seuls, de petits Rongeurs ou de petits Insectivores, que leur petite taille, leurs

faibles besoins et leur fécondité considérable ont mis à l'abri, ont pu persister avec un cerveau à peine supérieur à celui de leurs ancêtres de l'Éocène.

Quels que soient les progrès que l'on puisse constater dans les différents rameaux d'une même classe, il faut bien se rappeler qu'il n'y a pas une relation absolue entre eux et la durée préalable du phylum jusqu'au moment où on les

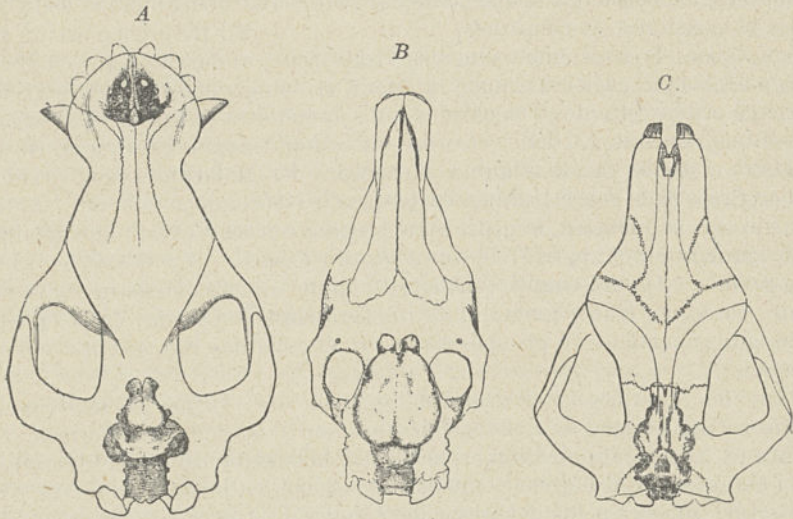


FIG. 304. — Crânes avec moules des cerveaux : A, de *Coryphodon*, B, de *Cheval*, C, de *Tillotherium*, d'après MARSH (emprunté à ZITTEL).

voit apparaître. En d'autres termes le progrès n'est point le résultat nécessaire du temps seul, et les formes les plus compliquées ne se trouvent pas forcément à l'extrémité des lignes généalogiques. Des structures hautement différenciées ont pu apparaître de très bonne heure (Théromorphes, Dinosauriens), tandis que des formes récentes ou actuelles de la même classe (Sauriens, Serpents), sont d'une complication et d'une puissance beaucoup moindres.

9° *Les transformations et la durée des types.* — Le fait de voir les grands Reptiles secondaires remplacés dès les débuts du Tertiaire par des êtres aussi différents d'eux que les Mammifères placentaires pourrait faire penser à une transformation des uns en les autres, et c'est évidemment bien ainsi souvent que les choses sont comprises. On a vu qu'il n'en est rien et qu'il ne s'agit point d'une transformation mais d'une substitution. Les transformations, d'ailleurs, ne vont pas si vite, et il est bon d'indiquer à ce sujet la très longue durée de certaines familles, parfois même de certains genres, pour montrer que le monde animal n'est point un kaléidoscope mouvant où tout change incessamment et se renouvelle. Loin d'en être ainsi, il semble au contraire que les formes se conservent longtemps avec des modifications peu importantes et se maintiennent parfois avec une incroyable ténacité. Les exemples de semblables formes se rencontrent surtout chez les Poissons. On a vu que l'ordre des Plagiostomes existe déjà dans le Dévonien, représenté, il est vrai, par des familles spéciales, mais dès le début du secondaire, la famille des Hétérodon-

tidés est représentée par des genres différant à peine des Cestracions actuels. Celle des Notidanidés remonte aussi à une haute antiquité (Lias). Le genre *Squatina* a des représentants très voisins du type actuel dans le Calcaire lithographique et peut-être dans le Permien. Les Chimères datent au moins du Jurassique, et la famille des Ptychodontidæ du même ordre est du Dévonien. Sur quatre ordres des Téléostomes, deux sont représentés dès le Dévonien, celui des Crossoptérygiens prolongé de nos jours par *Polypterus* peu différent des Ostéolépидés paléozoïques, et celui des Chondrostéens dont l'Esturgeon est un type très spécialisé; le troisième, celui des Holostéens, apparaît avant la fin des temps paléozoïques, dès le Permien inférieur, et donne naissance dès le Trias au quatrième ordre, celui des Téléostéens qui s'épanouit à l'heure actuelle avec la richesse que l'on sait. Et dans cet ordre qui a déjà traversé presque toute l'ère secondaire et toute l'ère tertiaire, le sous-ordre des Malacoptérygiens remonte jusqu'au Crétacé, le genre Hareng existe dans le Néocomien.

Parmi les Dipneustes, le genre *Neoceratodus* actuel n'est qu'une modification insignifiante (voy. p. 611) de *Ceratodus* du Trias.

Le premier Anoure connu, tout à fait typique dans sa structure et sans le moindre caractère transitionnel, date du Jurassique supérieur, c'est *Palæobatrachus* qui appartient au groupe le plus différencié des Batraciens, celui des Aglosses.

Chez les Reptiles on rencontre de même des formes d'une longévité incroyable. Les Tortues se montrent dès la fin du Trias sous deux formes qui se rencontrent encore aujourd'hui, celle des Athèques et celle des Pleurodères, celle-ci étant la plus différenciée que le type Chélonien puisse revêtir. Le *Sphenodon* actuel diffère à peine des Rhynchocéphales du Jurassique supérieur dont il descend, et qui différaient eux-mêmes fort peu de leurs ancêtres du Permien. Les Téléosaures du Jurassique inférieur se rapprochaient assez des Gavials actuels pour que le grand CUVIER ait dénommé l'un d'eux le Gavier de Caen.

Les Ratités, ces Oiseaux qui ont perdu la faculté de voler, se montrent pour ainsi dire presque en même temps que les Oiseaux véritables, car *Hesperornis* est du Crétacé, et les Ratités proprement dits ont des représentants dès l'Éocène.

Les Mammifères semblent faire une exception absolue et donner l'exemple de formes plus instables et plus mobiles. C'est vrai peut-être, si l'on ne considère que les Placentaires qui ont évolué seulement dans l'ère tertiaire, mais si l'on envisage le type Mammifère lui-même, la classe, caractérisée par ses dents, sa ceinture pectorale, vraisemblablement aussi sa température fixe et ses poils, elle donne aussi l'exemple d'une longévité considérable puisqu'elle remonte au Trias. Mais, de plus dans les Placentaires eux-mêmes, les familles, c'est-à-dire les formes adaptées à un genre de vie donné, ont une durée très grande par rapport à celle de ce groupe, car elles remontent presque toutes à la fin de l'Éocène, et l'on peut dire que dès ce moment la direction des évolutions particulières qui ont abouti au monde mammalien d'aujourd'hui était parfaitement déterminée et reconnaissable, comme le montre le tableau X. Sans doute la plupart de ces groupes étaient alors représentés par d'autres genres qu'aujourd'hui, mais les traits généraux des genres actuels se reconnaissaient déjà dans leurs précurseurs. Les Écureuils datent de l'Oligocène, les Musaraignes et les Hérissons du Miocène inférieur, comme les Rongeurs duplicités et les Tapirs. Les Loutres, les Belettes, les Civettes, sont du Miocène supérieur ainsi que les Hippopotames, les Cochons, les Rhinocéros, les Chevrotains, les familles des Cervicornes et des Cavicornes. En un mot, pour les Mammifères

comme pour les autres classes, la différenciation des formes et leur séparation en rameaux phylétiques distincts est un processus précoce dans lequel le temps paraît loin de jouer le rôle principal.

10° *Irréversibilité de l'évolution.* — On a vu que l'évolution peut être progressive ou régressive, augmenter ou diminuer la complexité d'un organe; pour un organe donné, elle paraît se faire toujours dans une certaine direction, car, parmi toutes les transformations que ce dernier peut subir, il en est une qu'il n'accomplira jamais, c'est de revenir exactement à son point de départ; l'évolution est irréversible. Ainsi lorsque la colonne vertébrale s'est une fois formée avec des centres vertébraux, chez les Poissons, elle ne reviendra plus à l'état notochordal ou acentrique lors même que les autres conditions qui paraissent accompagner cet état se rencontreraient de nouveau. Par exemple, chez certains Poissons anciens, la colonne vertébrale ne commence à s'ossifier que lorsque l'armure dermique ou exosquelette s'atrophie; maintenant, s'il arrive qu'une nouvelle armure dermique reparaisse (Ostracions) l'état ancien de la colonne ne se reproduira pas. Lorsque les corps vertébraux ont été une fois formés ils ne régressent jamais jusqu'à admettre de nouveau la persistance d'une chorde continue (SM. WOODWARD).

Les nageoires lobées des Crossoptérygiens tendent à perdre leur support endosquelettique tandis que leurs rayons dermiques s'accroissent. Lorsque les éléments endosquelettiques ont été réduits à une seule rangée ils ne se multiplient plus et les éléments disparus ne reparaissent point. Si bien que lorsqu'il est besoin de nouveau d'un support endosquelettique bien développé, comme dans la pectorale de la Baudroie, il est formé par deux des petits éléments basaux de la nageoire agrandis. De même chez les Mammifères, une fois le monodactylisme atteint, le polydactylisme ne reparait plus. Lorsque parfois une disposition primitive semble de nouveau récupérée au cours du développement phylogénique, une analyse attentive montre que ce n'est point la disposition primitive elle-même, mais son simulacre, et que là non plus il n'y a pas eu réversibilité. Ainsi les Dipneustes actuels ont une nageoire caudale simple dont les deux moitiés dorsale et ventrale sont égales et que l'on a prise tout d'abord pour la continuation de l'état primitif ou diphycerque. DOLLO a montré que ce n'était point la diphycercie primitive, mais bien une diphycercie secondaire, à laquelle il a donné le nom de géphyrocercie. En effet les Dipneustes actuels descendent d'animaux très nettement hétérocercques, leur queue ne peut donc continuer simplement la forme primitive diphycerque que l'on suppose avoir existé au début chez les ancêtres encore inconnus des Poissons, mais elle a acquis secondairement cette forme.

A fortiori l'évolution est-elle irréversible s'il s'agit d'organismes entiers. Cette irréversibilité est ici liée à ce fait que, quoique soumises à des corrélations qui exigent une certaine concordance dans l'état de leur développement et de leur complexité, les différentes parties d'un organisme ne sont pourtant point exclusivement dépendantes les unes des autres, mais chacune peut, pour ainsi dire, se développer d'une manière propre, tandis que le reste de l'organisme conserve sa manière d'être. A cause de ces adaptations indépendantes se produisant à des époques très différentes les unes des autres il est impossible qu'une adaptation nouvelle de l'ensemble à une fonction dominante ou à un genre de vie même très exclusif et rappelant celui des ancêtres éloignés ramène l'organisme adapté à l'état ancestral. Lorsqu'un Reptile ou un Mammifère, par

exemple, reprennent la vie aquatique presque aussi complètement que leurs ancêtres Crossoptérygiens, ils ne redeviennent point pour cela des Poissons et n'effacent point de leur structure ses traits reptiliens ou mammaliens caractéristiques.

Pour la bibliographie de cette partie voyez les ouvrages indiqués à la page 578.

II. — ÉVOLUTION EMBRYOLOGIQUE

Tous les faits à examiner dans ce paragraphe rentrent dans les théories du *parallélisme* ou de la *récapitulation*.

A. THÉORIE DU PARALLÉLISME. — Les premières recherches suivies faites sur le développement embryonnaire donnèrent à quelques auteurs l'idée qu'il existe un parallélisme assez exact entre les progrès réalisés successivement dans la structure de l'embryon et les étapes de ce progrès représentées par les différents groupes animaux de complication graduelle. Ce parallélisme a été formulé par HARVEY (1622), en ces termes : « Passant toujours par les mêmes degrés, chaque animal se forme en traversant, pour ainsi dire, les différentes organisations de l'échelle animale, devenant tour à tour œuf, ver, fœtus.

La théorie du parallélisme professée en Allemagne à la fin du XVIII^e siècle par KIELMEYER et au début du XIX^e par OKEN, reçut un grand développement de J.-F. MECKEL (1815), et fut enseignée en France par ET. GEOFFROY SAINT-HILAIRE (1806), et par SERRES (1824), qui en donna la formule célèbre : « L'organogénie humaine est une anatomie comparée transitoire, comme à son tour l'anatomie comparée est l'état fixe et permanent de l'organogénie de l'Homme. »

Bien que, dès le début, la loi du parallélisme ait été considérée par les transformistes d'alors comme une preuve de la descendance commune des êtres, elle n'avait point cependant cette signification aux yeux de tous les naturalistes, et certains la regardaient simplement comme une loi du développement, n'impliquant aucunement l'idée de liens génétiques réels entre les différents groupes qui la manifestaient. Pour LOUIS AGASSIZ, par exemple, l'un de ses plus chauds partisans et en même temps l'un des adversaires les plus décidés du transformisme, c'était une expression de la pensée créatrice qui se réalisait dans des groupes très divers sans indiquer aucune filiation entre eux.

B. THÉORIE DE LA RÉCAPITULATION. — L'apparition du livre de DARWIN modifia la situation du tout au tout, les idées transformistes trouvèrent bientôt un accueil plus favorable et la théorie du parallélisme adaptée par FRITZ MÜLLER (1864) aux conceptions nouvelles devint la *théorie de la récapitulation*.

« Dans le court laps de temps de quelques semaines ou moins, les formes changeantes des embryons et des larves reproduiront devant nous, plus ou moins complètement, plus ou moins fidèlement, l'image des variations par lesquelles l'espèce, dans le cours d'innombrables siècles, s'est élevée, en luttant, à sa position actuelle », disait FRITZ MÜLLER, et peu d'années plus tard, HAECKEL exprimait la même idée dans la formule devenue classique : « L'ontogénèse (développement de l'individu) est une récapitulation courte et rapide de la phylogénèse ou développement du phylum auquel il appartient. » Les abrégia-

tions et les transpositions apportées au cours de cette récapitulation constituent la *cénogénèse* qui intervient presque toujours et dont il faut tenir compte pour l'interprétation correcte des faits. Malgré l'importance des phénomènes cénogénétiques, la loi de la récapitulation demeure pour HAECKEL la loi principale du développement organique, et pour bien mettre en relief son importance il lui donne le nom de *loi biogénétique fondamentale*.

Les faits sur lesquels s'appuie cette loi sont très nombreux. Les uns se rapportent à des organes envisagés isolément. Ainsi le cœur d'abord tubulaire de l'embryon d'un Mammifère rappelle celui de certains Vers ; lorsqu'il se divise transversalement en loges successives il reproduit celui des Poissons ; la division longitudinale de ces loges pour conduire à la séparation du cœur gauche et du cœur droit s'effectue par un procédé semblable à ce que l'on observe dans le cloisonnement graduel du cœur des Reptiles. Le squelette axial débute partout par une chorde dorsale ; les subdivisions du tube intestinal et la formation de ses appendices (y compris les poumons) ne se produisent que peu à peu et sont à leur plus grand développement chez les Mammifères. Et cette différenciation graduelle, cette complication croissante s'observent non seulement dans la forme et dans la structure grossière des appareils, mais jusque dans leur constitution histologique. Le foie, par exemple, est d'abord une glande en tubes ramifiés qui par leur intrication serrée avec les veines et par leurs anastomoses multiples entre eux forment un réticulum (foie réticulé), puis il se transforme chez les Mammifères en un foie lobulaire constitué par de petits grains glandulaires distincts les uns des autres.

Les autres faits, plus importants encore, ont trait aux ressemblances que l'on observe entre embryons appartenant à des groupes très différents ou bien entre embryons d'un groupe et adultes d'un groupe inférieur. Ainsi les embryons de tous les Amniotes se ressemblent beaucoup à un moment donné et d'autre part ces embryons, lors de leur phase branchiée, rappellent la structure des Poissons.

Pour bien juger de leur valeur il faut naturellement distinguer ces ressemblances d'après leur importance et d'après le moment où elles se manifestent au cours de l'ontogénèse. Les unes se produisent de très bonne heure, ce sont les ressemblances précoces ou embryonnaires, les autres apparaissent plus tard (ressemblances tardives ou fœtales).

Les premières se divisent elles-mêmes en deux catégories, suivant qu'elles portent sur l'ensemble, c'est-à-dire sur la forme caractérisée par les contours et les proportions des parties, ou seulement sur certains points. Dans ce dernier cas elles ne conduisent point à un rapprochement étroit rendant une confusion possible, comme cela se voit dans la première catégorie, mais elles donnent à un embryon, bien caractérisé d'autre part, certains traits d'un groupe éloigné. Tels sont : les arcs branchiaux chez les embryons des Amniotes qu'ils rapprochent des animaux aquatiques ; la queue rudimentaire de l'embryon humain et beaucoup d'organes transitoires qui ne modifient point la physionomie de l'embryon, parce qu'ils sont internes ou de faible importance, mais qui font cependant penser à des formes animales dont ils reproduiraient certains traits, exemple les protovertèbres céphaliques transitoires que l'on observe chez tant d'embryons et qui pourraient faire songer à un Vertébré à tête segmentée, ou bien les conduits génitaux des deux sexes présents chez les embryons de la plupart des Vertébrés, etc., etc.

Les *ressemblances générales* portant sur l'ensemble de l'embryon ont joué un grand rôle dans la théorie de la recapitulation.

On a souvent attribué aux embryons des différentes classes de Vertébrés des ressemblances générales assez marquées pour pouvoir faire admettre l'existence d'un ancêtre primitif dont elles reproduiraient l'image approchée. Mais il importe de préciser l'étendue et la portée de ces ressemblances. Chez les Ichthyopsidés, les embryons ne présentent jamais une forme commune, au contraire, ceux des divers ordres diffèrent assez les uns des autres pour être reconnus de très bonne heure et il n'y a aucune difficulté à les distinguer.

Il n'en est plus de même chez les Amniotes, et chez eux les différences initiales parfois assez grandes que présentent les embryons lors de la formation de la ligne primitive s'effacent si bien à un moment donné que les embryons d'un Léopard, d'un Oiseau, d'un Mammifère ne peuvent plus être distingués les uns des autres. Cette période est celle pendant laquelle l'embryon possède des arcs branchiaux, une courbure nuchale peu marquée et les premiers rudiments des membres. Manquant de caractères particuliers, les embryons ne peuvent alors être déterminés avec certitude. Leur peau lisse et nue n'offre ni la couleur, ni les appendices qu'elle portera plus tard. Leurs membres, identiques chez tous, présentent la forme d'une courte palette horizontale. Leur face courte et cachée sous le cerveau prédominant ne laisse pas deviner ce qu'elle sera plus tard et si elle comportera des mâchoires longues et puissantes ou un bec grêle et effilé. La ressemblance à ce stade est donc bien réelle. Elle a été exagérée autrefois par HAECKEL qui, emporté par son zèle d'apôtre, n'avait point tenu assez compte des données positives que l'on possédait déjà à ce moment, mais elle est indubitable et l'on connaît la mésaventure de von BAER qui, ayant omis d'étiqueter de jeunes embryons de Léopard, d'Oiseau, de Mammifère, ne put plus les distinguer par la suite. Il y a donc chez les Amniotes un moment où les embryons se ressemblent étroitement, mais cet état dure peu et fait vite place à d'autres tout différents.

On connaît aussi des ressemblances très étroites entre les embryons d'animaux appartenant à un même ordre, mais passablement différents à l'état adulte. Ainsi les embryons de la famille des Raies ressemblent d'abord à ceux des Squales, puis dès que les membres ont acquis un certain développement ils prennent bien vite les caractères propres de leur groupe. Les nageoires pectorales s'étendent en avant et se soudent avec les bords de la tête donnant à l'embryon sa caractéristique définitive. De même l'embryon des Pleuronectes a d'abord la forme d'un Poisson parfaitement symétrique et son asymétrie ne se produit qu'assez tard.

Les *ressemblances tardives* ou *foetales* ne portent en général que sur des points limités et ne modifiant point la forme générale du corps. Elles résultent de la présence de parties transitoires existant chez des fœtus où elles rappellent une structure permanente observée dans les genres voisins, exemples les germes des incisives supérieures des Ruminants du groupe des Pecora, les germes dentaires de la mandibule des Baleines, les deux métacarpiens distincts dans l'embryon des Ruminants comme ils le sont dans certaines espèces fossiles du même groupe et qui sont soudés en un canon chez les adultes.

Enfin il existe des ressemblances encore plus tardives comme celles observées après la naissance entre les jeunes d'une espèce et les adultes d'espèces ou de genres voisins, exemple : le plumage tacheté des jeunes merles, reproduisant les taches noires des plumes d'autres espèces du même genre, ou les rayures

que présente parfois la robe des jeunes lionceaux rappelant les rayures fréquentes dans le genre Chat.

Tous ces faits et beaucoup d'autres analogues cités au cours des descriptions antérieures ont été considérés comme formant la base de la théorie de la récapitulation et comme preuve que les embryons passent par les états successifs revêtus par leurs ancêtres au cours des âges; nous allons les examiner de plus près.

C. CRITIQUE DE LA THÉORIE DE LA RÉCAPITULATION. — Peut-on admettre une semblable explication et accepter comme vraie la répétition, même abrégée, des formes successives parcourues dans la phylogénèse? Il semble bien que non.

a) *Valeur et portée des ressemblances et de la sériation.* — Pour ce qui regarde les organes isolés, il est bien certain que la sériation établie dans leur développement n'a le plus souvent aucun rapport direct avec la généalogie. On a vu dans la III^e partie nombre d'exemples dans lesquels la sériation d'abord imaginée a dû être rejetée, et souvent les progrès réalisés en Zoologie ont consisté à briser ces séries artificielles. On comprend aisément du reste que dans la plupart des cas ces sériations d'organes reposaient sur une pure abstraction. Lorsqu'on rapproche par exemple le cœur d'un embryon de Mammifère de celui d'un Poisson, puis de celui d'un Reptile, cette comparaison n'est point basée sur une ressemblance réelle qui est démentie par les connexions et tous les détails de la structure, mais simplement sur l'idée fonctionnelle d'un cœur simple réalisé à l'état adulte chez les Poissons, et sur le cloisonnement consécutif de ce cœur, non entièrement achevé chez les Reptiles comme chez l'embryon du Mammifère. Le cœur de ce dernier reproduit donc simplement au cours de son évolution l'idée schématique que nous nous faisons du cœur de ces deux classes d'animaux *d'après ses fonctions*, mais il n'en réalise aucunement la structure et les rapports, et au contraire ses dispositions propres affirment, dans le moment même où sa fonction permet de penser à un cœur de Poisson ou de Reptile, sa nature morphologique particulière. Là encore on a confondu l'évolution fonctionnelle d'un organe avec son évolution génétique. De même la comparaison faite entre les vésicules cérébrales de l'embryon d'un Amniote et le cerveau d'un Ichthyopsidé repose uniquement sur la notion abstraite de vésicules consécutives comme forme initiale de l'encéphale; en dehors de cette abstraction il n'y a rien de commun entre les deux organes.

En somme les différents traits communs offerts par les organes comparés dans l'ontogenèse et la phylogénèse sont simplement des caractères généraux, des concepts, ce ne sont pas des formes transmises telles que à un âge correspondant du développement individuel.

Comme le remarquait VON BAER il y a bien longtemps, la théorie du parallélisme ne donne point une idée exacte du développement, car elle sous-entend que celui-ci ne pourrait s'effectuer que dans une direction, de même qu'une ligne de chemin de fer ne nous permet d'aller que dans un sens ou dans deux sens opposés, tandis qu'en réalité le développement s'effectue dans les directions les plus diverses et dans tous les sens que l'on peut imaginer autour d'une direction principale qui n'est, à vrai dire, qu'une résultante idéale de ces divergences combinées.

Si maintenant on ne considère plus les organes isolément, mais réunis entre-

eux et en tenant compte de l'architecture des animaux, on voit que les comparaisons faites entre embryons et animaux d'un autre groupe sont insoutenables, parce qu'elles sont toujours incomplètes et purement symboliques. Un embryon de Mammifère possédant des arcs branchiaux ne sera jamais confondu avec un embryon de Poisson, même par un débutant, parce que toutes ses parties sont développées différemment, ont d'autres rapports et d'autres proportions que les parties correspondantes d'un Poisson. Le sinus veineux occupe une position plus reculée, les rapports de la tête avec le reste du corps (voy. 1^{re} partie, ch. II), sont très différents; la queue n'est point la continuation directe du corps, mais constitue un simple appendice de ce dernier; les quelques viscères présents ont déjà un développement énorme comparativement à celui qu'ils offriront chez les Poissons, et la différence de développement caractéristique entre la partie dorsale et la partie ventrale des myotomes est déjà parfaitement indiquée. Le seul trait que l'embryon des Amniotes possède en commun avec les Anamniotes est la présence d'arcs branchiaux, mais ceux-ci ne correspondent point du tout à des arcs d'Ichthyopsidés adultes même très simples, et ne peuvent aucunement donner l'idée de l'ancêtre auquel on devrait les faire remonter (Osc. HERTWIG).

b) *Précocité du développement de la forme spécifique.* — Un autre fait qui concorde mal avec la théorie de la récapitulation et montre bien sa nature abstraite et purement symbolique, c'est la précocité avec laquelle, au cours de l'ontogenèse, la forme spécifique, loin de fournir l'image de nombreuses formes transitionnelles, se dessine et s'accuse avec assez de netteté pour permettre de reconnaître de très bonne heure avec certitude à quel animal on a affaire.

Ceci demande quelques détails parce que c'est un point sur lequel on n'a pas insisté. On a déjà vu plus haut que chez les Ichthyopsidés les embryons diffèrent profondément les uns des autres et sont aisément reconnaissables comme appartenant à tel ou tel groupe (sous-classe ou ordre). Mais c'est une loi absolument générale et qui s'étend même aux Amniotes, car ceux-ci, dès qu'ils ont dépassé le stade branchié sous lequel ils offrent une apparence uniforme, prennent très vite et sans transitions intermédiaires la forme spécifique qui leur est propre. Comme l'a fait remarquer LOUIS AGASSIZ, la forme générale du corps a déjà acquis la plupart de ses traits distinctifs bien avant que toutes les complications de la structure qui caractérisent l'ordre soient devenues visibles. Et comme cette forme caractérise essentiellement les familles, le type de celles-ci est nettement marqué chez un animal avant que les caractères de l'ordre soient développés.

Les caractères spécifiques eux-mêmes — au moins ceux qui, dépendant de la proportion des parties, ont à cause de cela une influence modificatrice sur la forme — peuvent être reconnus bien longtemps avant que les caractères de l'ordre aient acquis leur pleine expression. La Tortue qui happe (*Chelydra serpentina*) montre ses habitudes féroces bien avant de sortir de l'œuf, d'avoir une carapace ossifiée et de respirer par des poumons. Trois mois avant l'éclosion, encore entourée de son amnios et de son allantoïde, et pourvue d'un sac vitellin énorme, elle happe tout ce qui lui est présenté (AGASSIZ). Le Veau prend la forme bovine bien avant d'avoir acquis les caractères d'un Ruminant à cornes creuses; le Faon présente toutes les particularités de son espèce avant que celles de sa famille soient développées.

Quant aux caractères du genre, il est très rare qu'ils s'accroissent avant le

développement de ceux de l'espèce. On reconnaît qu'un embryon humain appartient au genre *Homo*, avant qu'une seule dent ait percé. Un petit Chat et un petit Chien sont reconnaissables comme tels avant que leurs griffes et leurs dents caractérisent leurs genres. Il en est de même pour l'Agneau, le Chevreau, le Poulain, le Lapereau, le Souriceau, beaucoup d'Oiseaux, de Reptiles, d'Amphibiens et de Poissons, parce que les proportions des parties qui constituent les caractères spécifiques sont reconnaissables avant l'achèvement des détails de la structure qui caractérisent le genre (L. AGASSIZ).

Les idées d'AGASSIZ ont été pleinement confirmées par les recherches embryologiques récentes. KEIBEL a montré, il y a peu d'années, que les diverses espèces de Singes peuvent être classées sans difficulté chez des embryons de quatre ou de cinq semaines, et il est facile de voir en suivant les figures qu'il a réunies d'après divers auteurs pour le développement de la forme extérieure des embryons, que chez les Amniotes, à la forme branchiée initiale semblable chez tous, succède rapidement la forme typique, accusée au moins par des traits caractéristiques et décisifs, sinon dans tous les détails. Cela peut paraître en contradiction avec ce que l'on dit souvent sur les ressemblances des embryons des animaux les plus différents, mais il n'en est rien, car on n'a pas précisé toujours de quelles ressemblances il s'agissait, partielles ou générales; et si l'on définit la forme comme le faisait AGASSIZ, par le contour extérieur et la proportion des différentes parties, on voit nettement qu'elle peut être déjà suffisamment caractérisée alors que des traits secondaires sont encore incertains, ce qui explique les ressemblances invoquées par beaucoup d'auteurs, parce que l'on a tenu compte seulement pour les établir de ces derniers caractères. Ainsi un embryon de Marsouin long seulement de 25 millimètres montre déjà par beaucoup de côtés sa nature de Cétacé (présence d'un orifice nasal impair situé près du vertex, bouche grande, indication du museau, absence de membres postérieurs, queue avec rudiments des lobes latéraux), tandis que ses membres antérieurs n'ont pas encore pris le caractère de nageoires et ressemblent à ceux de beaucoup d'autres embryons de Mammifères. Mais on n'a pas le droit pour cela de le comparer à l'un de ces derniers, parce que l'ensemble de ses autres caractères est suffisant pour indiquer la direction dans laquelle il va évoluer.

Cette caractérisation précoce des êtres a une importance considérable et qui ne paraît pas avoir été remarquée jusqu'ici; elle fait comprendre le rôle de la forme dans l'édification de l'organisme, car cette forme étant présente avant l'apparition des parties solides du squelette a une grande influence sur la structure de celles-ci. Ce ne sont pas les os de la face qui déterminent sa forme, mais, au contraire, c'est la forme de la face exprimée de bonne heure chez l'embryon, seulement composé alors de tissus mous, qui cause celle des os, qui limite le nombre des dents qu'ils porteront, qui trace d'avance les lignes du développement de la mandibule énorme de l'Hippopotame ou de celle plus grêle du Cochon. C'est la forme des membres qui, avec ses angles fixés, ses proportions déjà établies, déterminera en grande partie la forme et la longueur des os aussi bien que l'inclinaison de leurs surfaces articulaires; le fonctionnement, conditionné lui-même d'ailleurs par cette forme, achèvera le reste de la structure. Ceci peut paraître contraire aux données générales de l'évolution qui fait dériver la forme et la structure des changements acquis dans la suite des temps, mais la phylogenèse est une chose et l'ontogenèse en est une autre, comme on le verra plus loin, et les faits indubitables de la précocité des

caractères spécifiques que nous venons de citer prouvent simplement que l'ontogénèse se fait plutôt suivant le processus de la préformation, tandis que celui de la phylogénèse est plus épigénétique, comme le fait remarquer Osc. HERTWIG.

Après les développements qui viennent d'être donnés ci-dessus, il est facile d'exposer les critiques faites à la théorie de la récapitulation par divers auteurs. Il est impossible de donner la liste de tous ceux qui l'ont combattue et de reprendre ici leurs arguments, on les trouvera dans mon petit livre cité à la bibliographie. L'essentiel est de montrer comment les faits allégués peuvent et doivent recevoir une tout autre interprétation que celle erronée d'une récapitulation réelle, même abrégée, des stades ancestraux.

c) *Lois de Von Baer.* — Dès l'apparition de la théorie du parallélisme il se trouva des naturalistes pour admettre que ce parallélisme exprimait la marche graduelle des transformations et s'expliquait par une descendance commune des êtres. VON BAER combattit cette tendance avec beaucoup de vivacité et d'ampleur. Il résume sa longue discussion par ces mots : « Le développement individuel des animaux supérieurs ne traverse pas les formes permanentes des animaux inférieurs », et il développe cette idée dans les quatre propositions suivantes, souvent appelées les lois de VON BAER :

1° Ce qui est commun dans un groupe supérieur d'animaux se développe plus tôt dans l'embryon que ce qui est spécial ;

2° De dispositions plus générales dérive quelque chose de moins général, et ainsi de suite jusqu'à ce qu'enfin ce qu'il y a de plus spécial apparaisse ;

3° Chaque embryon d'un type donné, au lieu de traverser d'autres types définis, se distingue au contraire de ceux-ci ;

4° Au fond, l'embryon d'une forme supérieure ne ressemble jamais à un autre animal, mais seulement à l'embryon de ce dernier.

Les lois de VON BAER montrent nettement ce que valent les ressemblances observées entre embryons d'animaux supérieurs et adultes de types inférieurs. Pour la plupart ce ne sont que des ressemblances générales n'ayant aucune valeur spécifique. Ainsi, un grand nombre de protovertèbres céphaliques apparaissent chez les Sélaciens pour disparaître par la suite ; des néphrotomes se forment typiquement dans chaque segment du tronc et beaucoup n'évoluent pas d'une manière complète ; la moelle se prolonge chez l'embryon jusqu'à l'extrémité postérieure du corps, et chez beaucoup d'adultes elle s'atrophie dans cette région et se transforme en le fil terminal. Faut-il voir dans les dispositions qui viennent d'être indiquées des récapitulations ancestrales ? Faut-il penser qu'au début, chez nos ancêtres, les protovertèbres s'étendaient jusqu'àuprès des vésicules optiques ?

Si nous considérons qu'initialement le rachis d'un embryon montre partout le même degré de développement, présente des ébauches de mêmes dimensions dans toute son étendue — aussi bien là où ces ébauches prendront un développement considérable que là où elles s'atrophieront — au lieu d'admettre que cette disposition primitive rappelle un ancêtre qui aurait été singulièrement peu différencié, ne présentant même pas des régions distinctes, n'est-il pas plus naturel de penser que l'embryon réalise d'abord la disposition générale typique d'où dériveront les différents états définitifs par un simple développement se faisant ici et pas là, compliqué ici d'adjonctions, là de suppressions.

Les ébauches primitives que nous connaissons, protovertèbres, névraxe, néphrotomes, sont la première différenciation d'un feuillet embryonnaire ou

d'une ébauche d'ordre plus général qu'elles-mêmes. Le névraxe est le premier produit de l'ectoderme; les protovertèbres sont la première différenciation du mésoderme axial, partout où s'étend ce feuillet il ne peut faire autre chose que de donner des protovertèbres, et celles-ci apparaissent aussi bien dans la région céphalique que dans l'extrémité caudale, mais elles disparaîtront plus tard dans ces régions par suite de ce que l'on peut appeler, d'une manière un peu imagée, la lutte ou la concurrence des parties. Les néphrotomes sont des différenciations d'ordre moins général que les protovertèbres parce qu'ils suivent la formation de ces dernières; comme leur production paraît exiger la présence du coelome, leur nombre est moins grand que celui des protovertèbres, il sera encore réduit par la concurrence que ces ébauches rencontreront dans leur propre domaine.

Si donc un organisme débute par une chaîne d'ébauches métamériques toutes égales, cela ne veut pas dire qu'il ait jamais eu un ancêtre formé uniquement par des métamères tous pareils, ce qui n'est pas vrai même pour les Annélides, mais cela indique que, suivant les lois du développement, des ébauches ainsi disposées sont nécessaires pour faire un Vertébré. Le matériel indispensable pour faire toutes les parties d'un métamère de Vertébré est présent dans la plus grande partie de la longueur de son embryon, mais c'est le développement isolé des unes ou des autres de ces parties qui donne les régions caractéristiques de l'être et qui les fait ce qu'elles sont. D'une disposition plus générale, comme disait VON BAER, sort un état plus particulier, mais l'état initial a des caractères si indéterminés ou si généraux que l'on ne peut parler de répétition ancestrale. Un ancêtre c'est quelque chose de précis, c'est un être qui a vécu. Un embryon à ses débuts ne présente aucune forme capable de vivre, c'est uniquement un composé d'organes devenus embryonnaires, comme le dit OSC. HERTWIG, et ces organes ne reproduisent même pas des formes spéciales apparentées à un groupe donné, ils sont disposés d'une manière uniforme, commune à un trop grand nombre d'êtres pour que l'on puisse y voir autre chose que le matériel général d'où sortiront les différenciations particulières.

D'autre part, la quatrième loi de VON BAER précise la nature des ressemblances que l'on observe et montre qu'un embryon ne ressemble jamais à un animal adulte, quelque inférieur que soit ce dernier, mais simplement à son embryon. Cette vérité, longtemps méconnue, devient plus évidente encore et reçoit une explication convenable par les réflexions suivantes d'OSC. HERTWIG.

d) *Critiques d'O. Hertwig* (1). — Aucun stade embryonnaire ne nous donne, en réalité, l'image exacte de l'aspect et des propriétés d'une forme ancestrale reculée : « *La chaîne ancestrale d'une espèce se laisse aussi peu construire par l'ontogenèse que par le mode d'observation de l'anatomie comparée, lorsque celle-ci lie entre elles dans des séries génétiques idéales des formes qui en réalité, ne sont pas descendues les unes des autres.* »

La phylogénèse est comparable à une chaîne formée d'innombrables anneaux. Ces anneaux sont les ontogénies particulières dont chacune commence par un œuf et se termine par un organisme capable de se reproduire. Un anneau engendre le suivant, car à la fin d'une ontogénèse se produit l'œuf qui recommence un nouveau cycle. La phylogénèse est donc un processus décomposable

(1) Ce paragraphe est tiré presque textuellement de l'article « *Ueber die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleich Anatomie, etc.* », d'O. HERTWIG et toutes les idées qui y sont exprimées appartiennent à cet auteur.

en une infinité de cycles de développement. Comme la partie ne peut pas égaler le tout, chaque ontogénie ne peut être comparée à la chaîne, mais seulement aux autres anneaux.

Supposons l'espèce fixe, chaque anneau serait semblable aux autres et le processus ontogénétique se serait effectué dans le premier anneau comme dans le dernier (actuel). Un Mammifère aurait passé par les stades A œuf fécondé, B germe pluricellulaire, C vésicule blastodermique, D gastrula, E neurula....., Z sa forme finale. Le dernier comme le premier anneau aurait la formule A, B, C, D, E....., Z. L'œuf de la première ontogénèse d'un Vertébré aurait donc la même constitution que celui du descendant actuellement vivant.

Pour les partisans des variations, dont est HERTWIG, il peut y avoir deux points de vue. Pour la plupart d'entre eux la manière de voir est la suivante : l'ontogénèse d'un Mammifère, par exemple, commençant avec l'œuf et conduisant, par une suite de stades de développement devenant toujours plus compliqués, au produit terminal si extraordinairement complexe, nous donne jusqu'à un certain point l'image de l'évolution de l'espèce, mais à la vérité imparfaite et avec de nombreux traits effacés. Pour avoir la représentation des formes ancestrales disparues, nous n'avons, en partant de l'état actuel des choses, qu'à raccourcir chaque ontogénèse d'un stade final, de telle manière que le stade précédant devient la forme finale qui correspond à peu près à un ancêtre disparu, et nous devons prolonger en pensée cette opération jusqu'à l'œuf. Par conséquent le premier stade de l'ontogénèse d'un Mammifère, la cellule œuf, nous représente les états les plus simples sous lesquels l'espèce a vécu à une époque démesurément éloignée. De même les stades phylogénétiques correspondent à chacun des stades blastula, gastrula, neurula, etc., que l'on observe dans l'ontogénie.

Dans chaque ontogénèse le processus phylogénétique de la formation de l'espèce est simplement récapitulé. Pour représenter la chaîne phylogénétique on peut employer la formule :

A...	A...	A...	A...	A...	etc., jusqu'à A
	B...	B...	B...	—	B
		C...	C	—	.
			D...	D	—
				E	—
					— Z

dans laquelle les lignes verticales lues de haut en bas donnent la série des stades successifs de l'ontogénèse, tandis que la ligne oblique de gauche à droite et de haut en bas représente les stades de la phylogénèse. Cette formule veut dire que la plus vieille forme ancestrale d'un Mammifère était primitivement une simple cellule qui se séparait en nouvelles cellules par division, les premiers anneaux de la chaîne phylogénétique consistaient simplement en une série unique de cellules A, A, A....., A, dérivées les unes des autres par division. Puis survint un progrès, les cellules nées par la division de A demeurèrent réunies en colonies et fournirent ainsi la nouvelle forme ancestrale B, de laquelle quelques cellules A se détachèrent en vue de la reproduction. Les anneaux de la chaîne phylogénétique furent donc allongés d'un stade, car dans chacun A se transforma en B. Pendant que dans une troisième période la colonie se transformait en blastosphère, l'ontogénèse fut à son tour allongée du stade blastula et ainsi de suite, chaque progrès dans le développement de l'espèce

conduisant à un allongement correspondant des processus ontogénétiques.

Cette formule explique les vues dominantes à une époque et que HAECKEL a précisées dans la loi biogénétique, mais HERTWIG pense un peu autrement. Lorsque, dans la phylogénèse, dit-il, l'état unicellulaire de l'espèce A, A, A..., A doit se transformer en un état plus compliqué, quelques causes inconnues doivent bien avoir changé les propriétés de A, de manière que les cellules filles, au lieu de demeurer séparées, se groupent en colonies. De même et pour les mêmes raisons la cellule A doit être devenue autre lorsque les cellules qui en naissent ont acquis la propriété de s'arranger en blastula, et de même sa nature est encore changée quand le processus ontogénétique se termine par une gastrula ou par une neurula. « On appelle *ébauche* le fonds qui se forme dans un œuf pour un changement qui doit se produire dans le développement et nous pouvons dire : *la cellule qui, dans chaque anneau de la chaîne phylogénétique forme le commencement de nouvelles ontogénèses devient toujours plus riche en nouvelles ébauches et par là-même toujours plus différente de la cellule souche initialement donnée* ».

Les premiers anneaux de la chaîne phylogénétique pourront donc être représentés par les lettres A, A¹, A², A³, ..., A[∞], et comme l'on peut en dire autant pour chacun des autres stades la formule deviendra :

$$\begin{array}{ccccccc} A & A^1 & A^2 & A^3 & A^4 & \dots\dots, & A^\infty \\ B & B^1 & B^2 & B^3 & & & \\ C & C^1 & C^2 & & & & \\ D & D^1 & & & & & \\ E & & & & & & \end{array}$$

Cette nouvelle formule montre que « *dans chaque nouvel anneau de la chaîne le développement ne commence jamais au point de départ d'un développement précédent, à aucune place n'a lieu un mouvement rétrograde. Plus compliqué est le produit final de l'ontogénèse, d'autant plus l'est aussi l'ébauche qui lui correspond* ».

En dehors de modifications minimales produites par des influences extérieures, rien ne peut apparaître dans le développement qui n'ait été à l'état d'ébauche dans l'œuf. Pour qu'un stade neurula ait pu naître, il faut d'abord que la forme ancestrale A soit arrivée à l'état A⁴ avec ses ébauches compliquées.

« *La cellule œuf comme ébauche et l'organisme achevé se conditionnent l'un et l'autre de la même manière.* » L'œuf n'est que l'individu non formé ou, comme disait VON BAER, l'animal lui-même « non développé » (*unausgebildet*).

« *Dans chaque ontogénèse chaque individu ne fait au sens littéral que son propre développement. Il est toujours un seul et même individu à l'état d'œuf, de gastrula ou de tout autre stade.* » A cause de cela, au fond, jamais l'embryon d'une forme élevée n'est semblable à une autre forme animale. L'œuf de Poulet correspond aussi peu que le Poulet lui-même à un anneau initial de la chaîne phylogénétique.

L'acceptation de la loi évolutive générale d'après laquelle un Oiseau s'est formé dans le cours des temps d'individus plus simples et enfin d'un être tout à fait simple, la cellule, force à admettre que la cellule œuf, comme substance ébauche de l'organisme né d'elle, a subi un semblable développement. Pour produire un œuf d'Oiseau avec ses ébauches compliquées il est nécessaire qu'il y ait eu le processus génétique de l'espèce qui s'est déroulé en chaîne génealo-

gique. En lui une cellule primitive vide d'ébauches de l'espèce A s'est peu à peu transformée en A¹, ..., A⁴ et dans l'espèce cellulaire riche en ébauches A[∞].

Si l'on appelle, avec NÆGELI, *idioplasma* la substance des ébauches, on peut dire que parallèlement avec la complication croissante de l'organisme développé, le système idioplasmique primitivement très simple s'est compliqué pas à pas et est enfin devenu compliqué à l'infini.

Chaque organisme commence comme une cellule dans l'ontogenèse, mais non pas parce qu'il répète le stade par lequel la phylogénèse de l'espèce correspondante a commencé; cette représentation ne convient plus parce que l'œuf A[∞] diffère autant par ses ébauches du point initial hypothétique de la chaîne que l'animal achevé dans lequel il se transforme. L'ontogenèse commence avec la cellule parce que celle-ci est la forme élémentaire fondamentale à laquelle la vie est liée dans le processus de reproduction, parce qu'elle représente en soi, par ses ébauches, les propriétés de l'espèce, et que, séparée de l'individualité supérieure à laquelle elle a appartenu, elle est en état de reproduire le tout. L'œuf actuel et ses prédécesseurs unicellulaires dans l'histoire du développement ne sont comparables entre eux qu'autant qu'ils tombent sous le concept général de cellules et comme stades initiaux correspondants de processus ontogénétiques isolés, pour le reste ils diffèrent extraordinairement dans leur *idioplasma*.

L'œuf d'Oiseau et l'Oiseau sont donc deux produits naturels hautement constitués chacun dans son espèce; l'œuf d'une manière qui échappe à notre observation maintenant et pour longtemps sans doute, l'Oiseau d'une manière beaucoup plus visible parce qu'il se laisse décomposer en tissus et en organes dont nous pouvons étudier la genèse aux dépens de l'œuf. Des deux, l'œuf est pour nous le plus mystérieux et le plus énigmatique, et au fond nous ne le connaissons pas beaucoup plus maintenant que les savants du moyen âge et de l'antiquité classique (O. HERTWIG).

De même que l'œuf ne répète pas le stade initial de la chaîne, les stades blastula, gastrula, neurula d'un Vertébré ne récapitulent pas simplement chacun une forme ancestrale commune à de nombreuses généalogies divergentes, car si les blastula et les gastrula d'un Échinoderme, d'un Coelentéré, d'un Brachiopode, d'un Amphioxus se ressemblent extraordinairement par leur forme extérieure, elles diffèrent cependant d'autre part, car elles renferment les ébauches, invisibles pour nous, des caractères de leur embranchement et de leur classe.

Les stades embryonnaires appartenant à des phases plus avancées ne correspondent pas non plus à des formes ancestrales réelles. WEISSMANN dit à propos des fentes branchiales des embryons de Mammifères : « On peut contester qu'il y ait aujourd'hui dans l'ontogénie humaine un stade Poisson, mais on ne peut contester que les ébauches d'arcs et de fentes branchiales de l'embryon humain ne laissent cependant conclure avec une grande certitude que nous avons eu des ancêtres pisciformes. » HERTWIG ne pense pas, malgré cela, que l'embryon pourvu de fentes branchiales répète un stade ancestral. Les fentes et les arcs branchiaux d'un embryon de Mammifère, de même que sa chorde dorsale, ne peuvent rien nous apprendre sur la forme ancestrale réelle d'où dérive cet animal, parce que ce ne sont pas des organes capables de fonctionner, mais des organes *devenus embryonnaires*.

Pour comprendre ce que veulent dire ces termes, il faut se rappeler que les généalogies comprennent un nombre d'autant plus grand de stades qu'elles

sont plus éloignées de leur point de départ; par conséquent les formes finales ou ancestrales des anneaux antérieurs de la chaîne deviennent simplement des formes de passage dans les ontogénies suivantes. Elles étaient d'abord les ébauches développées d'un œuf plus ancien phylogénétiquement, maintenant elles ne sont plus que les conditions préalables pour l'obtention de formes terminales plus hautement organisées, ou seulement encore le moyen pour la réalisation des ébauches, devenues plus compliquées, d'un œuf changé pendant le cours du développement phylogénétique. Avec la perte de leur signification primitive elles doivent aussi subir des changements de forme et de contenu; elles héritent de nouvelles propriétés, elles en perdent d'autres qui étaient nécessaires pour les états antérieurs mais qui ne le sont plus pour une forme embryonnaire de transition.

Les organes de l'embryon modifiés comme il vient d'être dit sont les *organes devenus embryonnaires* (Osc. HERTWIG.)

L'animal qui possède des organes devenus embryonnaires ne peut en conséquence représenter aucune forme permanente, si simple qu'elle soit. Les arcs et les fentes branchiales d'un embryon n'ont aucun rapport avec des fentes branchiales, et les pièces squelettiques nées dans leurs environs ne sont pas plus que leurs vaisseaux des arcs ou des vaisseaux branchiaux, car des branchies ne se forment jamais. Ce sont des ébauches embryonnaires d'où sortira plus tard quelque chose de tout à fait différent. Ce sont des formes de passage embryonnaires, qui sont destinées chez les Mammifères à un but tout autre que les arcs branchiaux homologues des Vertébrés inférieurs.

Le processus ontogénétique ne peut pas être regardé comme une simple répétition, même abrégée, du processus phylogénétique, car ce dernier consiste en d'innombrables ontogénèses. On pourrait seulement dire que la dernière ontogénèse d'une chaîne répète l'ontogénèse précédente, et pas même dans tous ses détails, mais avec un haut degré de ressemblance. Processus ontogénétique et processus phylogénétique ont tous deux un devoir différent à remplir. L'ontogénétique n'a en quelque sorte qu'à mettre au jour seulement ce que l'autre a préparé dans une suite indéfinie de temps. Pendant l'ontogénèse se réaliseront seulement de la manière la plus rapide possible les ébauches reposant dans l'œuf, et cela peut se faire rapidement parce que tout est disposé d'avance pour ce résultat final. Par la phylogénèse, au contraire, les ébauches ont été formées dans l'œuf, mais c'est un tout autre processus qui s'est joué très lentement dans les chaînons sans nombre de la généalogie. L'un des processus se fait plutôt par évolution (préformation), l'autre par épigénèse. Pour avoir une compréhension réelle, causale des processus du développement, il faudrait montrer d'abord : 1^o comment le cours de l'ontogénèse avec ses stades particuliers est causé par la qualité des ébauches et par la structure de l'œuf et son idioplasma, et 2^o il faudrait rechercher comment, dans le processus phylogénétique, les propriétés et les ébauches ont pris naissance dans la cellule œuf. Les travaux de NAEGELI, de WEISSMANN et ceux d'Osc. HERTWIG, montrent combien cette entreprise est incomparablement difficile.

Il y a dans le développement des espèces deux séries différentes de processus : 1^o le développement de la cellule reproductrice (cellule spécifique), qui s'accomplit dans une direction constante progressive, d'une organisation simple à une plus compliquée de son idioplasma; 2^o le développement répété d'un individu pluricellulaire aux dépens des représentants unicellulaires de l'espèce, ou l'ontogénèse individuelle, qui, en général, se poursuit d'après les

mêmes règles que les ontogénèses qui l'ont précédée, mais cependant un peu modifiée chaque fois, suivant la quantité dont s'est modifiée la cellule spécifique elle-même.

Il y a un parallélisme complet entre ces deux séries de développements car tous deux sont dépendants l'un de l'autre. En effet, chaque changement dans l'idioplasma de l'œuf ou dans ses ébauches a nécessairement pour suite une modification correspondante du cours de l'ontogénèse, et inversement un changement dans l'ontogénèse, qui ne dépend pas de l'œuf et dérive de causes externes, ne deviendra une acquisition durable de l'espèce et par suite ne se répétera qu'autant que l'idioplasma de l'œuf aura été changé d'une manière correspondante pour la prochaine génération.

OSC. HERTWIG appelle loi *causale ontogénétique et parallélisme entre l'ébauche et le produit de cette ébauche*, cette dépendance qui existe entre l'état de l'œuf d'une part, le cours et le résultat de l'ontogénèse d'autre part.

e) *Résumé.* — L'erreur qui a fait admettre la récapitulation par l'embryon des formes ancestrales tient à ce qu'on a lié la théorie de la récapitulation à la théorie de la descendance et qu'on l'a fait inconsciemment bénéficier des preuves qui s'accumulaient en faveur de cette dernière. Aujourd'hui encore, lorsqu'on discute la théorie de la récapitulation, beaucoup de personnes objectent à peu près ceci, que, du moment que l'on admet l'évolution, — ce qui est acquis, — les arcs branchiaux des embryons d'Amniotes représentent forcément les arcs branchiaux des Poissons. Les réflexions d'OSCAR HERTWIG et la quatrième loi de VON BAER répondent déjà suffisamment à cette objection, mais on peut encore ajouter quelque chose. Lorsque l'on compare l'ontogénèse à la phylogénèse, on compare une chose dans laquelle l'évolution est une, continue et graduelle (le développement ontogénétique) avec une autre, la phylogénèse¹, dans laquelle le développement est multiple, souvent discontinu, et dont l'ordre et la direction ne peuvent être établis que par une abstraction. Que tels soient bien les caractères de la phylogénèse, il n'est guère permis d'en douter en examinant de près l'évolution paléontologique des Vertébrés telle qu'on la connaît actuellement. Cette évolution est en effet multiple, s'effectuant simultanément dans diverses branches parallèles dont chacune est susceptible d'un degré de perfectionnement varié, comme le montre la formation constante, à l'origine de chaque groupe, d'une série de branches divergentes à peu près ou même tout à fait contemporaines. Elle est aussi discontinue, car beaucoup de branches très importantes de l'arbre généalogique ne peuvent être rattachées à son tronc, et la lacune qui sépare les Amphibiens des Poissons, lacune si bien caractérisée par la présence de membres construits sur un type nouveau, reste entière, et pour être la plus grande de celles qui existent elle est loin d'être l'unique. Enfin il est bien évident que l'ordre et la direction de l'évolution, si caractéristiques dans l'ontogénèse, ne sont reconstitués dans la phylogénèse que par une abstraction qui prend les différents stades de cette évolution dans des groupes généalogiquement distincts, emprunte l'un d'eux aux phases ultimes d'un phylum, tandis que le suivant doit être cherché dans des phases déjà

(1) Il est bien évident que le mot phylogénèse est employé ici dans le sens de développement du groupe auquel appartient une espèce donnée et non pas dans celui, plus étroit de développement de cette espèce. C'est bien du reste dans ce sens que l'entendait HAECKEL lorsqu'il prétendait voir dans l'ontogénie la répétition des principales phases d'une évolution dont les différents stades étaient réalisés dans les différents représentants du groupe.

avancées d'un autre phylum, ce qui montre à l'évidence qu'il n'y a rien là de réel. Le développement de l'intelligence, par exemple, qui fait partie de la ligne d'évolution des Vertébrés, aura l'une de ses phases dans les Dinosauriens, sa phase consécutive dans les Mammifères secondaires contemporains de ces derniers, mais sans liens génétiques avec eux.

En somme l'Embryologie et l'Anatomie comparées montrent que les êtres vivants se forment d'après des lois régulières et en allant du simple au complexe, mais il y a loin de là à parler d'une répétition des formes ancestrales au cours du développement ontogénique, car les structures reproduites pendant ce dernier sont trop générales et d'un caractère trop indéterminé pour permettre de reconstruire les ancêtres réels de l'espèce. Et cependant c'est bien ainsi que l'entendent les partisans de la loi biogénétique lorsqu'ils expliquent maintes structures de l'embryon par un rappel ancestral, lorsqu'ils interprètent la plupart des faits embryologiques comme la reproduction de structures ancestrales hypothétiques que ne justifient pas même, le plus souvent, les données paléontologiques. C'est pourquoi la loi biogénétique doit être rejetée dans son sens strict et comme permettant de reconstituer par l'étude de l'ontogénie la série réelle des ancêtres d'une espèce.

Si l'on veut la conserver dans un sens métaphorique pour exprimer le parallélisme qui, dans un certain sens, existe entre le développement d'un animal supérieur et celui des formes inférieures du même groupe, il vaut mieux substituer à la formule de HAECKEL, « récapitulation des formes ancestrales éteintes », celle d'Osc. HERTWIG « récapitulation des formes qui obéissent aux lois du développement organique et vont du simple au complexe ». Mais il est incontestable qu'avec cette nouvelle formule la loi biogénétique est perdue, comme le disait KEIBEL, car elle ne prétendait pas exprimer une loi générale du développement organique indépendante de l'idée de filiation et d'hérédité, mais elle croyait trouver dans cette dernière (l'hérédité) la raison même du développement ontogénique tel qu'il est et la cause des formes qui s'y succèdent.

Cela n'empêche pas qu'il ne puisse y avoir dans certains cas rares un parallélisme remarquable entre l'ontogénie et le développement phylogénique, mais cela ne s'observe que dans les limites de groupes assez étroitement circonscrits. Ainsi dans la classe des Oursins, les jeunes des Échinidés et des Spatangidés ont d'abord les caractères des *Cidaris* (Oursins à gros piquants) puis, tandis que les Échinidés conservent le type rayonné, les Spatangidés le dépassent et réalisent une symétrie bilatérale par développement inégal de certains rayons occupant une position déterminée. Des exemples analogues se retrouvent parmi les Mammifères; les jeunes des Cerfs actuels ont d'abord des bois pourvus d'un ou de deux andouillers, comme les premiers représentants fossiles de la famille, puis acquièrent avec l'âge le nombre typique actuel. Mais ces cas ont une tout autre signification que celle de prouver la généralité de la récapitulation. Ils prouvent simplement que certaines formes présentent des états graduellement sériés, parce que chacun de ces états est la condition indispensable du suivant et en même temps est compatible avec la vie de l'animal qui le possède. Il y a loin de là à la reproduction même abrégée de stades purement idéaux.

Le rejet de la loi biogénétique ne veut pas dire non plus qu'on ne puisse considérer certains caractères transitoires observés au cours de l'ontogénèse comme des reliquats ancestraux et comme la preuve de liens génétiques entre l'espèce qui les possède et d'autres espèces qui avaient ces caractères à l'état

adulte. Mais il s'agit de faits limités à des groupes étroits, à des rameaux d'un même phylum. On ne peut contester par exemple que les germes des incisives supérieures des Ruminants ne soient les restes de dents présentes chez leurs ancêtres de l'Éocène supérieur, ni que le double canon des embryons de ces animaux ne rappelle les deux métapodes libres de leurs ancêtres. Seulement ces faits rentrent dans l'évolution que la Paléontologie permet d'admettre, ils se passent dans les limites d'une série dont les principaux termes sont connus et dont la généalogie peut être admise sans invraisemblance.

Mais autre chose est d'admettre des répétitions ancestrales dans des descendants en somme peu éloignés des ancêtres auxquels il est fait allusion, et autre chose d'accepter une hérédité fabuleuse comme celle qui conserverait dans un Mammifère actuel des héritages remontant au moins à la fin de la période paléozoïque, lorsque les premiers Amniotes se sont séparés des Amphibiens.

On a réuni dans la loi biogénétique des faits de signification bien différente : des faits généraux comme la présence d'une chorde et d'arcs branchiaux dans les embryons de tous les Vertébrés, des faits spéciaux comme l'existence des dents rudimentaires des Pecora ou des Baleines, la moucheture ou les rayures du pelage de certains animaux.

Les premiers sont trop généraux et trop uniformes pour avoir une valeur ancestrale, ils nous révèlent simplement les lois du développement organique (VON BAER, OSC. HERTWIG) et point du tout les étapes de la phylogénèse.

Les seconds ont au contraire une signification ancestrale indubitable, mais leur portée est restreinte. Ils ne s'observent que dans l'étendue de groupes limités et ne font connaître que les étapes les plus prochaines de la phylogénèse.

Par conséquent, la loi de la recapitulation ne peut plus être acceptée dans le sens qu'HAECKEL avait voulu lui donner de loi biogénétique fondamentale. C'est du reste ce qui a été fait dans la pratique par la plupart des auteurs compétents et il suffit pour le montrer de rappeler ce que disait déjà DOHRN en 1886 : « Juste dans son principe, cette loi doit être suivie seulement dans le même sens que, jadis, les oracles de Delphes. » Il est difficile d'être plus sévère pour une loi qui prétendait être fondamentale.

BIBLIOGRAPHIE

- C. E. VON BAER. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobacht. und Reflexion*, Th. I, 1828, Th. II, 1837. — E.-R.-A. SERRES. *Précis d'Anatomie transcendante*, etc. Paris, 1842. — MÜLLER, FRITZ. *Für Darwin*, 1864 (Traduct. franç.) in Bulletin scientif. du dép. du Nord, T. XIV, 1882 et T. XV, 1883. — L. AGASSIZ. *De l'espèce et de la classification*, traduction française de « Essay on Classification », revue et augmentée par l'auteur. Paris, 1869. — E. HAECKEL. *Generelle Morphologie*, etc. 1866. — LE MÊME. *Anthropogenie oder Entwicklungsgesch. d. Menschen*, IV^e Aufl. Leipzig, 1891. — CH. DARWIN. *L'origine des espèces*. Trad. franç. sur l'édit. définitive. Paris, 1882. — ANT. DOHRN. *Studien zur Urgesch. d. Wirbelt.*, IX^e Stud. Mit. aus. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd VI, 1886. — FR. KEIBEL. *Das biogenetische Grundgesetz*, etc. Ergebnisse d. Anat. und Entwickl., Bd VII, 1898. — LE MÊME. *Die Entwickl. d. äusseren Körperform*, etc., in Handb. d. vergl. und exper. Entwickl. Lehre von O. Hertwig, Bd I, T. II, 1902. — LE MÊME. *On embryos of Apes*. Nature, a weekly illustr. Journ. of Science, Vol. 70, 1904. — ED. PERRIER et GRAVIER. *La tachygenèse ou accélération embryogénique*. Ann. Sc. nat. zoolog., 8^e sér., T. XVI, 1902. — A. GIARD. *Controverses transformistes*. Paris, 1904. — O. HERTWIG. *Ueber die Stellung d. vergleich. Entwickl.*, etc. in Handb. d. vergl. und exper. Entwickl. Lehre, Bd III, Th. 3, 1906. — L. VIAL-LETON. *Un problème de l'évolution. La loi biogénétique fondamentale*. Paris et Montpellier, 1908.

CHAPITRE III

LES CARACTÈRES DE L'ÉVOLUTION CHEZ LES VERTÉBRÉS CONCLUSIONS

Nous reprendrons dans ce chapitre les données exposées dans les deux précédents pour les synthétiser et essayer d'en tirer sinon les *lois* de l'évolution, mot trop ambitieux pour le moment, du moins les caractères qu'elle présente.

Mais auparavant il faut examiner la valeur et la signification des groupements dans lesquels sont réunis les animaux, c'est-à-dire des *classifications*, afin de bien préciser le langage et de faciliter la compréhension de ce qui va suivre.

I. — LES CLASSIFICATIONS.

L'étude des classifications est le complément indispensable de la Morphologie. Les classifications ne constituent pas seulement un admirable moyen pour se retrouver au milieu de la complexité infinie des formes organisées, mais elles traduisent avec fidélité le degré de perfectionnement et les rapports réciproques que ces formes présentent. En outre, depuis le triomphe des idées transformistes, on admet que les classifications naturelles ont une valeur objective et représentent le tableau de l'évolution des groupes. La seule restriction que l'on puisse faire à cet égard est due à l'imperfection des connaissances qui ne permet pas encore actuellement de dresser ce tableau d'une manière complète et exacte dans tous ses détails, ce qui explique suffisamment les contradictions relevées chez les différents auteurs de classifications. Mais en dehors de ce défaut auquel le temps remédie chaque jour, on ne peut point douter que les classifications naturelles n'aient une réelle valeur généalogique.

Les êtres vivants sont distribués dans les classifications en catégories de compréhension croissante, dont la plus étroite et la première est l'*espèce*. Les espèces qui se rapprochent le plus les unes des autres forment un *genre*, les genres voisins sont réunis en *famille*, les familles présentant certains caractères communs constituent des *ordres*, ceux-ci rassemblés d'après leurs concordances plus ou moins grandes forment des *classes*, et ces dernières enfin sont groupées dans une division encore plus étendue, l'*embranchement* ou *type*.

Pour la plupart des auteurs, en dehors de l'espèce à laquelle on attribue une valeur objective, il semble bien que les autres catégories ne soient que des groupements artificiels ne différant entre eux que par leur plus ou moins grande compréhension, et les variations des classifications proposées paraissent à première vue leur donner raison. Cependant L. AGASSIZ a montré que ces diverses catégories ne diffèrent point seulement par le degré et l'étendue, mais encore par la qualité, chacune d'elles étant fondée sur des caractères ou des groupements de caractères différant de ceux qui servent à définir les autres. Il y a tout avantage à exposer ici les vues de L. AGASSIZ, qui apportent beaucoup d'ordre et de clarté dans une question où ces qualités sont primordiales, et qui en précisant les rapports que ces catégories ont entre elles, rendent les plus précieux services à la Morphologie.

Les embranchements sont caractérisés par les différences dans le plan de structure, c'est-à-dire par les parties essentielles de la structure examinées dans leur constitution propre et dans leurs rapports réciproques, mais sans tenir compte des particularités anatomiques. L'embranchement des Vertébrés, par exemple, est caractérisé par la présence d'un squelette axial auprès duquel sont placés dorsalement le système nerveux central, ventralement les appareils de la nutrition et de la reproduction, latéralement les myotomes. La présence de ces organes dans l'ordre indiqué suffit pour caractériser un Vertébré et ne caractérise que lui; mais, naturellement, une foule d'êtres différant énormément par leur forme, leur structure, leur perfection, sont réunis dans le groupe ainsi défini qui est le plus compréhensif de tous.

La classe est caractérisée par la façon dont le type de l'embranchement est réalisé, par les voies et moyens employés à cette réalisation, ou par les combinaisons de systèmes adoptés; mais elle n'envisage dans la structure que ce qu'il y a de général, c'est-à-dire son plan et ses grandes lignes; les degrés dans la structure comme le fini dans les détails n'ont rien à faire avec elle. C'est encore une catégorie très générale et comme telle n'admettant pas de degrés, mais elle est plus précise que la précédente parce que les parties essentielles de la structure, les éléments du plan y présentent, en dehors de leurs rapports fondamentaux qui ne changent point, des modalités particulières dans leur groupement, dans leur constitution et dans leur emploi. La classe des Mammifères, par exemple, est déterminée par un certain degré de développement des appareils qui est commun à tous ces animaux et qui les met à part des autres Vertébrés. En dehors de ce degré de perfectionnement il n'y a pas de propriétés communes à la classe qui renferme les formes les plus diverses et les plus disparates (Chauve-Souris et Cétacé, par exemple). Certains traits caractérisent aussi très exactement les classes, comme la constitution du tégument et de ses appendices, mais ces traits qui semblent spéciaux et de faible valeur sont en réalité très étroitement reliés à l'état général du développement et rentrent par conséquent dans les termes de la définition adoptée ci-dessus.

Contrairement à la classe qui ne comporte point de degrés dans sa définition, l'ordre est essentiellement basé sur le degré de perfection des organismes qui le représentent, c'est-à-dire sur la complication ou la simplicité de leur structure. En effet, ces groupes que l'on peut rencontrer dans les limites de la classe se caractérisent généralement par une complexité croissante qui permet de les ranger les uns au-dessus des autres. Par exemple dans la classe des Mammifères les Ongulés sont certainement au-dessous des Carnivores, et ceux-ci au-dessous des Primates. Ce degré de perfection suffit pour définir l'ordre et il

peut seul permettre de le faire, la forme extérieure est en effet trop variable dans les limites de ce groupe pour pouvoir être prise en considération.

Au contraire, à partir des groupes placés en dessous de l'ordre, la forme a toujours une part importante dans la définition de chacun d'eux. Il faut entendre par forme à la fois le contour extérieur et les rapports ou les proportions des parties qui servent à l'établir. Cette forme peut varier dans ses détails, certains de ses traits peuvent changer de caractère par suite de proportions nouvelles, d'allongement, de raccourcissement, etc., mais envisagée d'un peu haut, elle présente cependant, à partir des familles, une conformité assez grande qui peut être exprimée par les mots *port* ou *allure*. Tous les individus d'une même famille offrent la même allure ou le même port, et c'est pourquoi on désigne les familles par la terminaison « idés » ajoutée au nom du genre qui présente la forme moyenne choisie comme type (Ex. : Félidés, Viverridés, Bovidés, etc., etc.).

La forme générale ou l'allure caractérise donc les familles, mais il est entendu qu'elle doit être corroborée par la structure, autrement comme elle n'est pas plus qu'aucun autre phénomène morphologique à l'abri de la convergence, il pourrait se rencontrer dans des ordres différents des similitudes de forme capables d'entraîner des confusions. C'est ce qui arrive par exemple chez les Insectivores et chez les Rongeurs où l'on peut trouver des séries de formes parallèles suffisamment rapprochées pour en imposer, si l'on ne tenait compte de la denture et des autres caractères plus profonds. Tout le monde connaît la ressemblance frappante qui existe entre la Musaraigne (Insectivore) et la Souris, les rapprochements presque aussi étroits que l'on observe entre le Tanrec (Insectivore) et le Porc-épic (Rongeur). Ces ressemblances sont assez multipliées dans ces deux ordres pour avoir fourni à ISIDORE GEOFFROY-SAINT-HILAIRE un de ses exemples les plus convaincants de classifications parallèles.

Les genres sont des groupes d'animaux très étroitement alliés qui diffèrent, non par la forme ni par les complications de la structure, mais simplement par les détails de la constitution de quelques parties, comme par exemple la présence ou l'absence de certaines dents, la nature des griffes, etc., etc. Comme les individus d'une même famille, les individus d'un même genre ont la même allure et la même forme. Celle-ci est plus précise que dans la famille, c'est-à-dire comporte moins de variations et se rapporte davantage à un type unique, mais elle ne suffit pas pour créer le genre et il faut faire intervenir pour cela les détails structuraux dont il a été parlé. Le genre n'est pas simplement, comme on le dit quelquefois, une catégorie plus compréhensive que l'espèce, embrassant des caractères plus nombreux et d'une importance plus grande, car les espèces d'un même genre naturel ne présentent aucune différence de structure entre elles, mais offrent au contraire ce caractère commun, et c'est le seul en dehors de la forme assez voisine, de posséder le même trait particulier de structure, limité à un point souvent infime et qui permet de fixer le genre.

L'espèce est formée par les individus qui dans un même genre se distinguent les uns des autres par un détail constant de la forme résultant de proportions diverses des parties, par leur stature, par leur ornementation; mais cela ne suffit pas encore et AGASSIZ ajoute qu'il faut aussi, pour définir complètement une espèce, tenir compte des relations que ses représentants ont entre eux avec le temps et avec le monde ambiant. Une espèce, en effet, présente un certain nombre de conditions particulières : 1^o elle appartient toujours à une

période donnée de l'histoire du globe, elle présente en outre : 2° une distribution géographique déterminée; 3° un habitat spécial (eau douce ou salée, rivage ou mer profonde, plaine ou montagne, etc., etc.); 4° une alimentation spéciale ou non; 5° une durée de vie déterminée; 6° ses représentants vivent en groupes, en petites sociétés ou isolément; 7° sa reproduction s'effectue à certaines périodes, elle a une certaine durée et revient régulièrement ou non; 8° sa forme peut subir des changements pendant l'accroissement ou pendant les métamorphoses; 9° le mode d'association de ses représentants avec les autres êtres est plus ou moins intime et constitue pour les uns une association constante, pour les autres le parasitisme.

Si l'on tient compte de toutes ces données pour établir l'espèce, on voit bien que celle-ci ne mérite aucunement la situation privilégiée qu'on lui a parfois accordée dans les classifications en la considérant comme la seule catégorie réelle et objective de ces dernières, comme la seule existant réellement en dehors de notre esprit. Comme toutes les autres divisions l'espèce est une catégorie dépendant en somme d'une série de conditions, par suite difficile à bien délimiter et à affirmer d'une manière absolument indiscutable, mais comme c'est la moins compréhensive des catégories, c'est aussi la plus facile à bien saisir et surtout c'est celle qui coïncide le mieux comme durée avec les individus qui la représentent, ce qui a beaucoup contribué à lui donner l'apparence de forte objectivité qui frappe lorsqu'on la compare aux autres catégories. En effet, l'espèce coïncide exactement dans le temps avec ses représentants, elle ne s'étend point au delà ou en deçà de la durée de ces derniers, et c'est le contraire pour les genres, les familles, les ordres, etc., représentés par des types successifs quelquefois très distants dans le temps. Un genre, pour peu qu'il comprenne plus d'une espèce, et c'est le cas le plus fréquent, n'est plus une quantité unique et continue par rapport à ses représentants comme l'était l'espèce, car il est formé d'espèces multiples, contemporaines ou successives, génétiquement reliées entre elles ou formant des séries parallèles, souvent aussi dissociées géographiquement. Or l'existence de genres polyphylétiques tels que les comprend DEPÉRET montre clairement que l'expression de genre est alors purement idéale, réunissant des séries dont la continuité n'est point absolument certaine, c'est-à-dire que le genre rassemble sous une étiquette commune des formes, non plus continues et d'une durée identique à la sienne, mais distinctes et distribuées en séries séparées soit dans le temps, soit dans l'espace.

Ce caractère artificiel ou symbolique, si peu marqué dans le genre qui est encore une catégorie dans laquelle les liens généalogiques des diverses espèces sont les plus serrés et les plus constants, s'accuse au contraire au fur et à mesure que l'on s'élève à des catégories supérieures et devient très frappant dans la classe et dans l'embranchement. Ces divisions, en effet, s'étendent sur une énorme durée et réunissent des familles et des ordres séparés les uns des autres par des intervalles géologiques considérables ou par des caractères morphologiques très différents. La coïncidence parfaite entre le groupe lui-même et ses différents représentants n'est plus aussi bien conservée, et bien qu'au fond les ressemblances de degrés divers invoquées pour établir ces groupes se laissent déduire vraisemblablement d'une généalogie commune, celle-ci n'est pas assez assurée par une continuité ininterrompue ni assez ramassée dans une période limitée pour ne laisser place à aucune interprétation erronée et pour garantir la filiation certaine des collections de formes réunies sous le même nom. C'est là ce qui explique les divergences qui règnent

encore dans les classifications et les séparations de plus en plus fréquentes opérées par les zoologistes entre des groupes artificiellement unis.

Cette discussion fixe la valeur qu'il faut donner aux différentes catégories employées dans les classifications et montre qu'elles sont toutes à la fois idéales et réelles, mais que leur degré d'objectivité va en croissant au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'espèce qui est la plus objective de toutes. Il ne faut pas confondre cependant d'une manière complète l'espèce et les individus qui la représentent et donner à la première une réalité aussi concrète qu'aux derniers. Aucun des individus ne présente au même instant tout ce qui caractérise l'espèce, car il varie avec son âge et n'est pas le même aux divers moments de ce dernier, de plus les individus meurent tandis que l'espèce continue à exister, ce qui fait d'elle une entité idéale au même titre que les autres.

En résumé, l'embranchement est caractérisé par le plan de la structure, la classe par le mode d'exécution du plan, l'ordre par le degré de complication de la structure, la famille par la forme corroborée par la structure, le genre par quelque particularité de structure commune à une série de formes rapprochées, l'espèce par les proportions des parties, l'ornementation, etc.

Ces définitions des diverses catégories permettent de comprendre comment un individu est à la fois le représentant de toutes, et le porteur des caractères spécifiques, génériques, familiaux, de classe et d'embranchement; comment, s'il existait dans un embranchement donné une seule espèce, celle-ci ne permettrait pas moins d'instituer l'embranchement et les catégories suivantes, car cette espèce a un plan de structure (embranchement) réalisé d'une certaine façon (classe); comme elle ne peut présenter de degrés dans la classe, il n'y aura pas d'ordre, mais la famille devra être constituée pour exprimer la forme générale, le genre pour marquer quelque particularité de structure peu importante, l'espèce enfin pour les traits spéciaux, l'ornementation, etc.; si ces catégories n'avaient que la valeur de groupes de plus en plus compréhensifs cette représentation ne pourrait exister.

C'est ce qui fait comprendre aussi comment, dès l'apparition des premières formes dans les temps géologiques, on reconnaît en elles, non seulement des espèces, des genres et des familles, mais des ordres et des classes indubitables, comme on le voit pour les Poissons (sous-classes des Dipneustes, des Téléostomes, des Elasmobranches, avec ordres des Arthrodères et des Dipnés, des Crossoptérygiens et des Chondrostéens, des Ichthyotomes, Plagiostomes, Acanthodés, et Pleuroptérygiens). Sans doute ces ordres ont encore des caractères communs, mais ils se reconnaissent cependant comme ordres. Ceci montre bien que l'ordre n'est pas la réunion artificielle de formes plus ou moins concordantes qui ne pourrait être faite qu'après l'apparition de toutes ces formes et comme une synthèse finale, mais qu'il a une réalité dans la nature.

Les catégories précédentes ne suffisent pas toujours à former les cadres d'une classification naturelle qui exige des subdivisions plus nombreuses et la création de catégories intermédiaires : sous-classes, sous-ordres, sous-familles (tribus ou légions), sous-genres, dont la définition n'est pas parfaitement établie et qui sont nécessitées par l'importance et le nombre des rameaux phylétiques en même temps que par leur richesse en formes variées. Comme l'évolution des groupes et leur ramification ne sont point établies sur un modèle identique et constant mais varient indéfiniment, étant ici riches en rameaux principaux

pauvres en ramilles ou inversement, les mots employés pour désigner ces divers ordres de rameaux ne répondent pas toujours à quelque chose d'identique dans tous les cas et on s'explique la diversité des opinions.

II. — CARACTÈRES DE L'ÉVOLUTION.

Pour bien préciser les questions qui se rapportent à l'évolution des Vertébrés et dégager les caractères de celle-ci, il faut revenir sur le groupe initial placé à la base de toute classification et qui coïncide le mieux avec les individus, supports de tous les changements, sur l'espèce.

a) *L'espèce.* — On a vu plus haut comment L. AGASSIZ comprenait l'espèce. Il ne faisait point entrer dans sa définition la descendance commune des êtres qui la composent, non plus que la fécondité entre eux qui en est l'origine, parce qu'il estimait que c'étaient là des choses impossibles à vérifier dans le plus grand nombre des cas et dont il valait mieux ne point parler. Mais cette opinion n'a pas prévalu, et la notion de filiation est toujours comprise dans les définitions actuelles de l'espèce. La plus couramment admise est celle de CUVIER qui considérait l'espèce comme « la collection de tous les êtres organisés descendus l'un de l'autre ou de parents communs, et de ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux ». L'accord fait sur la définition n'empêche pas que dans la pratique rien n'est plus difficile que la délimitation d'une espèce, et il suffit de se rappeler l'impossibilité habituelle du contrôle généalogique et les multiples conditions énumérées plus haut comme influençant la notion d'espèce pour comprendre toutes les incertitudes qui règnent encore sur la valeur réelle d'un grand nombre des espèces admises en systématique. D'une manière générale, on peut dire que les espèces sont incontestablement trop nombreuses. De crainte de négliger certains caractères constants ou tout au moins très durables, mais de faible valeur morphologique, on a multiplié les espèces bien au delà du nécessaire et elles ont été souvent morcelées jusqu'à la pulvérisation. Les petites espèces ainsi créées n'ont aucun intérêt pour l'étude de l'évolution des groupes, et il vaut mieux s'adresser pour cela à des catégories plus compréhensives que l'on appelle les grandes espèces. Ces dernières concordent souvent avec les genres, parfois même pourraient-elles coïncider avec les familles lorsque celles-ci sont bien naturelles et d'une étendue assez bornée, parce qu'elles reposent avant tout, comme les familles, sur la forme générale (allure ou port) corroborée par la structure. La forme a évidemment une importance considérable dans l'évolution. Elle offre en effet des rapports très étroits avec le genre de vie, par suite avec le rôle spécial que jouent les espèces dans le monde vivant et leur place dans l'économie de la nature. Lorsqu'une fois la forme a commencé à se préciser lors de la différenciation qui s'opère sur les types généralisés du début, elle exerce sur les changements ultérieurs une influence considérable, car elle est jusqu'à un certain point limitative des potentialités des descendants et ne leur permet guère de se développer que dans le sens d'une spécialisation plus étroite.

b) *Variabilité des espèces.* — Les catégories ainsi comprises (grandes espèces, genres, éventuellement familles) sont les seules qu'il convienne d'examiner dans une étude générale de l'évolution, car il est permis de considérer toutes

leurs modalités secondaires (espèces classiques) comme généalogiquement liées entre elles, d'une manière plus ou moins directe toutefois, et de les regarder elles-mêmes comme les étapes essentielles de l'évolution parcourue. Ceci revient à dire que la variabilité des espèces n'est point mise en doute ici et que leur fixité est rejetée absolument. L'espèce (*sensu strictiori*) n'est point fixe en ce sens que la forme qu'elle représente n'est point unique dans le temps et dans l'espace, mais comporte des degrés et des changements à la fois contemporains et successifs. Une espèce ayant existé à un moment donné est remplacée dans la période suivante par une ou plusieurs autres espèces voisines qui ne peuvent provenir que d'elle-même. Cette succession est à l'heure actuelle suffisamment prouvée par toutes les données paléontologiques et parce que souvent les différences observées entre les termes des séries sont de celles que l'on peut rencontrer entre parents et descendants.

c) *Mode de variation.* — Il y a deux cas bien distincts à noter à propos de cette filiation. Dans le premier la filiation est affirmée par des gradations insensibles entre les espèces, il y a *variation continue*; dans le second on n'observe rien de pareil, mais au contraire des changements soudains, que rien ne faisait prévoir, il y a *variation brusque*. Ces deux modes de variation ont tous deux une existence indubitable, et pourtant, le premier a été pendant longtemps pris seul en considération, parce qu'il est plus dans la logique de la théorie de DARWIN. Visant à donner une explication mécanique complète des transformations du monde organique, celle-ci devait s'appliquer surtout à mettre en relief les passages graduels entre les différentes structures, qui s'expliquaient ainsi naturellement par un perfectionnement ou par une réduction de la fonction résultant de l'usage ou du non-usage, de l'adaptation graduelle des parties. Comme dans nombre de cas cette marche est bien celle suivie par la nature, on a un peu hâtivement conclu que c'était la seule et que partout où ces passages ne s'observaient point c'était par suite de l'imperfection de nos connaissances, et notamment à cause de l'insuffisance des documents qui restent de l'histoire du monde vivant.

Depuis quelques années on a été amené, par les travaux du botaniste DE VRIES, à admettre l'existence de changements brusques, d'acquisitions *faites d'emblée* de certaines parties nouvelles, et les seules discussions qui s'élèvent sur ces *mutations* portent sur l'importance qu'il convient de leur attribuer dans l'évolution générale des êtres vivants. Il est évident que les mutations jusqu'ici observées ne sont que de faible amplitude et capables seulement de faire apparaître des espèces; on n'en connaît pas ayant produit des genres, mais comme le monde vivant est actuellement très vieux et a sans doute épuisé la plus grande part de son évolutivité, cela n'a rien de bien extraordinaire, le tout est de savoir s'il en a été toujours ainsi, et à ce propos on peut remarquer que la Paléontologie est assez favorable à l'apparition brusque de formes nouvelles. Quoi qu'il en soit, il n'est plus question aujourd'hui de la fixité de l'espèce et de son immutabilité, et tout le monde paraît convaincu que d'une manière ou de l'autre (variation lente ou variation brusque) et plus probablement suivant les deux procédés à la fois, l'espèce change et se transforme, mais ce qu'il importe de préciser, semble-t-il, c'est la portée et l'étendue de ces transformations.

d) *Limites de la variabilité.* — Bien que l'on ne puisse encore fournir aujourd'hui une mesure certaine et irrécusable pour la détermination de ces dernières,

il paraît cependant possible d'apporter un peu de précision dans le langage et de montrer que l'on a singulièrement exagéré les faits lorsqu'on a prétendu montrer toujours des transitions graduelles et insensibles entre les divers états des organes, et surtout entre les espèces ou les genres.

Ainsi, quelle que soit la variabilité de l'espèce, celle-ci n'est pas cependant sans limites et surtout sans direction. Ce qui le prouve, c'est le fait du parallélisme des rameaux phylétiques (voy. p. 723) montrant que dans un même genre les espèces ne sont pas toujours disposées sur une seule série continue, mais bien sur plusieurs séries parallèles absolument indépendantes et ne se mélangeant pas. Les différentes espèces d'un même genre ne sont point interchangeables entre les divers rameaux phylétiques qui appartiennent à ce genre, cela prouve bien qu'elles sont entre elles dans un ordre donné, que leur évolution a une direction régulière qui ne peut même pas se confondre avec celle des espèces voisines. Et si cela est vrai dans les limites d'un genre, c'est bien plus vrai encore dans celle des familles et dans celle des groupes plus compréhensifs. Une espèce n'est point, le plus souvent, le confluent et le point de départ de séries d'espèces rayonnant autour d'elle dans tous les sens, c'est un anneau d'une chaîne unique, et cet anneau n'est relié qu'avec ses deux voisins immédiats. Sans doute il existe des moments dans l'évolution où se rencontrent des formes généralisées, points de départ de séries nombreuses de formes diverses, mais ces formes généralisées s'observent surtout à l'apparition de chaque classe, pendant un temps assez court relativement à la durée de l'évolution totale de cette dernière, et ne tardent pas à s'évanouir dans les rameaux divergents qu'elles ont engendrés. De plus, ces formes généralisées n'existent jamais seules; lors de l'apparition des classes elles sont nombreuses il est vrai, mais elles sont accompagnées d'autres formes déjà spécialisées, et jamais on n'a rencontré pour aucune classe la forme primitive très simple et très générale que la théorie porte à imaginer. Variabilité des espèces ne veut donc pas dire possibilité de diverger dans tous les sens, elle ne veut pas dire non plus instabilité.

On a beaucoup abusé de la prétendue instabilité de l'espèce, et lorsqu'on examine les choses de près on voit bien que l'espèce est quelque chose de durable et de fort qui résiste longtemps et garde sa personnalité, si on peut ainsi dire, à travers la durée du temps et les changements des milieux.

e) *Stabilité de certaines espèces.* — On a cité bien des exemples de formes excessivement anciennes, comme la Lingule (Brachiopode), mais pour rester parmi les Vertébrés et même parmi les Mammifères, on trouve aussi des preuves bien remarquables de la permanence de certaines formes, si nous envisageons, bien entendu, la durée de ces dernières non pas par rapport à celle de l'ensemble des temps géologiques, mais par rapport à celle de leur phylum. On a vu dans la troisième partie la longue durée de certains genres de Mammifères, et pour les espèces on sait à n'en pas douter que les animaux de l'ancienne Égypte dont on possède les restes bien conservés étaient absolument identiques à ceux d'aujourd'hui. Déjà l'iconographie si précise des anciens monuments permettait de le prétendre, mais l'examen du squelette l'a confirmé d'une manière absolue (LORTET et GAILLARD).

Il en est de même pour l'espèce la mieux connue dans ses plus infimes détails, pour l'Homme. KOLLMANN a fait remarquer que l'on a mesuré des milliers de crânes humains appartenant à toutes les époques et que depuis

l'époque néolithique les mêmes formes reviennent toujours, il n'y a rien de nouveau. La race brune et la race blonde en Allemagne datent de plus de deux mille ans. On pourrait objecter que, s'il en est ainsi, c'est que le milieu n'a pas changé, mais c'est insuffisant; la race blanche s'est établie dans bien des continents étrangers et ne s'est pas modifiée pour cela, nulle part elle n'a produit un individu comparable au Nègre et au Peau-Rouge. « La Nature imprime sur ses créatures le sceau de l'espèce et de la race profondément et indissolublement » (KOLLMANN). La sélection paraît pouvoir faire en deux ou trois générations des races de Moutons, de Bœufs ou de Pores, mais ces races caractérisées surtout par l'augmentation de la chair et de la graisse sont inconsistantes et fluentes. Il en est de même pour l'Homme. Le milieu agit sur des propriétés individuelles, longueur du squelette, quantité de chair et de graisse, mais ces modifications peuvent durer pendant des générations sans rien changer aux caractères de la race. Nez écrasés ne deviendront pas aquilins, visages ovales ne deviendront pas larges. En résumé, il est certain que depuis la période néolithique, ni Sémites, ni Aryens, ni Nègres n'ont changé (KOLLMANN).

Il est vrai que l'opinion contraire est aussi soutenue, WIEDERSHEIM s'efforce de prouver que la structure humaine montre des signes de changements certains (présence d'organes rudimentaires, perte de la dent de sagesse, etc., etc.), et plusieurs anthropologistes essayent de réunir des preuves en faveur de la même idée. Mais la nature des faits sur lesquels on s'appuie laisse beaucoup à désirer, et il est indubitable que beaucoup ont été interprétés d'une manière un peu hâtive. Ainsi lorsque WIEDERSHEIM voit dans le cinquième orteil de l'Homme un organe rudimentaire, en voie de disparition probable, il oublie que ce doigt n'a point changé cependant depuis les temps préhistoriques et que la soudure de deux de ses phalanges qui s'observe parfois — et prouve d'après lui sa future régression — se rencontre même chez les anciens Égyptiens, comme il le rapporte lui-même. Beaucoup d'interprétations de la structure humaine, accueillies à la fois comme explications valables parce qu'elles reposaient sur la théorie de la descendance et comme preuves du transformisme à un moment où il semblait que chaque fait nouveau en faveur de ce dernier était une certitude de plus, prendront un tout autre sens au fur et à mesure que l'on envisagera l'évolution sous un jour nouveau, *aussi bien dans son essence même et dans sa portée que dans ses moyens d'exécution*, et que l'on n'aura plus besoin pour prouver sa réalité de recourir à des arguments aussi faibles par exemple que l'interprétation atavique de certains traits de la structure de l'Homme.

Un autre fait encore en faveur de la stabilité de l'espèce, c'est la résistance morphologique que les espèces opposent à toutes les actions exercées sur les embryons en vue de modifier leur développement, tentatives si souvent répétées depuis nombre d'années. Il est relativement facile d'arrêter ou de modifier le développement d'une partie dans un embryon donné, de faire des monstres, mais ces monstres, aussi bien que ceux formés spontanément dans la nature, gardent toujours un caractère spécifique. Quelque imparfait que soit un monstre, disait POUCHET, fût-ce une Môle, il aura toujours en lui sa qualité spécifique représentée, non plus par les caractères de configuration extérieure, mais seulement par sa constitution moléculaire qui nous apparaît une fois de plus comme la véritable dominante de l'organisme. De même, dans les monstruosité que l'on a voulu regarder comme ataviques, — les mamelles supplé-

mentaires par exemple, chez l'Homme — ces mamelles, bien que répondant par leur situation à celles d'un Ruminant, n'avaient pas pour cela la constitution de ces dernières, et leur peau fine et nue était bien de la peau humaine, non de la peau animale ataviquement transplantée sur un corps humain.

f) *Prétendues formes intermédiaires, leur explication.* — Il est bien évident aussi à l'examen des tableaux paléontologiques donnés plus haut que les formes animales, c'est-à-dire les types structuraux et formels réalisés par les familles ou même quelquefois par les genres, ont une grande stabilité et une personnalité morphologique très accusée, comme le prouve l'absence presque complète de formes intermédiaires, au sens véritable du mot. On a en effet beaucoup abusé du terme « intermédiaire » et le plus souvent les prétendus intermédiaires annoncés ne portaient que sur un ou deux systèmes organiques envisagés isolément, et sans tenir compte de l'ensemble, ou encore sur des transitions observées entre le degré de perfectionnement des fonctions chez les êtres considérés, ce qui ne signifie absolument rien au point de vue génétique.

Les exemples de transitions basées sur des organes isolés abondent. Parce que les Monotrèmes ont un orifice commun pour les organes uro-génitaux et pour le tube digestif, un cloaque, on les a parfois rapprochés des Oiseaux, et l'on a invoqué en outre, comme corroborant ce rapprochement, l'existence d'un ovaire unique chez certains d'entre eux. Or il est bien évident qu'en dehors de ces traits toute la structure d'un Monotrème est exactement l'opposé de celle d'un Oiseau. Rien n'est commun à ces deux types, ni l'architecture, ni le squelette, ni le cerveau, ni le revêtement cutané, et les rapports des différentes parties de l'organisme sont tellement différents qu'il est impossible même au partisan le plus décidé des variations brusques de faire naître un Monotrème d'un Oiseau. Il en est de même pour les traits communs souvent cités entre l'*Archæopteryx* et les Reptiles et qui sont : 1° la présence de dents ; 2° celle d'une longue queue ; 3° celle d'une main à doigts et métacarpiens libres. De ces trois caractères le dernier seul a quelque valeur, non pas pour objectiver la transition formée par l'*Archæopteryx*, car cette main n'est pas spécialement comparable à celle de tel ou tel Reptile donné, mais pour montrer un membre antérieur d'Oiseau déjà caractérisé par ses plumes, mais non encore arrivé à son état parfait. Ce n'est pas un lien entre deux formes déterminées, mais un état intermédiaire de perfectionnement d'un organe, qui peut faire comprendre comment l'état parfait s'est produit. Les deux autres caractères ne signifient rien au point de vue transitionnel. Des dents, on l'a vu, peuvent exister ou non dans un même groupe de Reptiles et il en est de même de la queue, car certains Ptérosauriens ont une queue aussi courte que les Carinatés actuels, et la longue queue de l'*Archæopteryx* peut aussi bien avoir sa raison d'être dans les corrélations d'équilibration indispensables entre les parties chez un tel animal que dans un héritage reptilien.

Mais rien ne montre mieux le peu de valeur de ces prétendues transitions que celle basée sur la présence de dents chez certains Oiseaux du Crétacé. Qu'est-ce qu'une dent à côté de tous les caractères assemblés qui font un Oiseau d'une part, un Reptile de l'autre ? Or, tout le monde est d'accord pour admettre que les Oiseaux dentés du Crétacé sont dans toute leur structure des Oiseaux véritables, possédant toutes les corrélations nécessaires à ce type. En quoi la présence de dents permet-elle de mieux comprendre l'origine de ces Oiseaux aux dépens d'un type donné de Reptiles ? Voilà un organe adaptatif par excel-

lence qui se conserve ou disparaît aisément dans un même phylum et l'on veut que cet organe seul suffise pour établir des transitions entre deux organisations aussi divergentes que le sont celle d'un Oiseau et celle d'un Reptile.

Souvent les transitions indiquées sont choisies d'une manière absolument superficielle et dépourvue de critique. On donne souvent le grand nombre des vertèbres sacrées de certains Dinosauriens comme un acheminement vers le sacrum des Oiseaux, mais on ne tient pas compte du nombre des vertèbres dorso-lombaires qui les précèdent, or c'est le rapport entre ces deux quantités (vertèbres dorso-lombaires indépendantes et vertèbres sacrées) qui caractérise la structure; bien plus que le nombre absolu des vertèbres sacrées, c'est le petit nombre des dorso-lombaires qui fait du sacrum des Oiseaux un organe si spécial.

Quant aux transitions basées sur une certaine ressemblance dans le genre de vie ou dans la fonction, elles ne supportent pas l'examen. Cependant elles sont encore souvent invoquées sans l'esprit critique qu'elles demanderaient. On sait combien la découverte d'un Dipneuste faite en 1837, par NATTERER, a fourni d'arguments à la théorie des transitions, et l'on a cru pendant longtemps posséder dans ces animaux les intermédiaires entre les Poissons et les Amphibiens. En réalité, si les Dipneustes en tant que Poissons pulmonés forment un chaînon idéal entre les êtres pourvus seulement de branchies et les Amphibiens à branchies et à poumons, ce lien repose uniquement sur l'idée que nous nous faisons de l'apparition de la respiration pulmonaire, mais au point de vue morphologique la dérivation *directe* des Amphibiens d'un Dipneuste est insoutenable, en dehors même de la question de l'origine des membres, et les rapprochements apparents sont évidemment le résultat de convergence (voy. p. 611). De même on donne parfois les Galéopithèques comme des formes de transition vers les Chiroptères, mais ces transitions ne peuvent s'entendre que pour ce qui concerne leur genre de vie, et notamment le fait de pouvoir se soutenir quelque peu dans l'air. Toute la structure s'oppose à un rapprochement plus serré, et ce n'est pas évidemment par cette voie que se sont formés les Chiroptères.

Toutes les transitions partielles, c'est-à-dire portant sur un seul ou sur un petit nombre de systèmes organiques ne signifient rien au point de vue généalogique. *C'est l'ensemble, la concordance dans l'architecture, dans la proportion des régions qui doivent décider de la possibilité de la descendance et non tel ou tel fait isolé de morphologie.* Comme le disait DOHRN, partir de l'existence des néphridies ou de celle de la chorde pour décider de la descendance des Vertébrés, c'est jouer au hasard avec les problèmes phylogénétiques.

Les transitions que présentent entre eux les organes des différents Vertébrés ne peuvent avoir une signification bien profonde au point de vue généalogique si l'on réfléchit que pour le nombre énorme des Vertébrés connus il n'y a que peu d'organes ou de systèmes. *Il est impossible que les différents états de fonctionnement et les mille conditions qui font varier la forme et la structure d'un organe ne se rencontrent pas à diverses reprises dans les groupes les plus distincts pour amener des modifications de détail qui pourront être idéalement sérieuses d'une manière continue, bien que n'ayant génétiquement aucune continuité.*

Un autre fait montre bien aussi le peu de valeur des transitions si aisément admises tout d'abord, c'est que les rapprochements opérés entre diverses formes au début des études zoologiques ont été bien souvent depuis reconnus erronés. Tous les progrès accomplis dans la classification ont consisté à séparer

des types injustement réunis et à définir plus étroitement les groupes en les isolant davantage. Les Amphibiens ont été séparés des Reptiles pour former une classe à part, et les Cyclostomes, autrefois réunis aux Plagiostomes dans le même ordre des Chondroptérygiens, forment aussi maintenant une classe à part; les Crocodiles ont été séparés des Sauriens, et les mêmes dislocations ont dû être faites dans des groupes moins compréhensifs; l'ancien ordre des Édentés a été divisé en deux ordres, celui des Cétacés de même et les prétendus Cétacés herbivores forment maintenant l'ordre des Siréniens, phylogénétiquement très distant des Cétacés vrais. La comparaison des classifications de la III^e partie avec les classifications anciennes montrera d'autres exemples de cette tendance et la séparation de plus en plus nette admise maintenant entre des formes regardées autrefois comme rapprochées. Il faut ajouter d'ailleurs que la séparation des groupes est poussée encore plus loin par certains auteurs; ainsi pour les Mammifères MAX WEBER admet vingt-quatre ordres au lieu des treize qui ont été énumérés dans la III^e partie, parce qu'il élève au rang d'ordres plusieurs des sous-ordres décrits dans cette dernière.

g) *Indépendance des phylums.* — Lorsqu'on cherche à relier à leur base ces rameaux si nettement distincts les uns des autres, lorsqu'on s'efforce de trouver leur union entre eux ou avec un tronc initial commun, on est le plus souvent incapable de le faire, ou l'on est réduit à imaginer un ancêtre idéal pourvu des dispositions générales d'où les formes connues auraient pu sortir. Aussi à l'heure actuelle la plupart des arbres généalogiques sont représentés par des lignes divergentes tracées à partir d'un point commun, mais sans arriver jusqu'à lui, ou bien ce point commun est occupé par un animal imaginaire, un pro-type créé de toutes pièces. Souvent même cet ancêtre prétendu devrait avoir des caractères si peu différenciés, une structure si simple qu'il répondrait tout au plus à un embryon. Mais on a vu d'autre part, chap. II, p. 745, que les embryons ne fournissent point l'image exacte de la phylogénèse, et l'Embryologie est par conséquent incapable de combler les lacunes de la Paléontologie.

En somme, dans la généalogie des Vertébrés on peut reconstruire avec suffisamment de vraisemblance maints rameaux et même de grosses branches, mais la plupart des rameaux et des branches ne s'unissent pas entre eux, et pour la réunion des grosses branches entre elles et avec un tronc commun on n'a que des présomptions.

h) *Hypothèses monophylétique et polyphylétique.* — Cela explique les divergences d'opinions qui existent sur la valeur du terme phylum et sur le développement monophylétique ou polyphylétique d'un groupe. Suivant que l'on donnera au terme phylum une compréhension plus ou moins vaste, on sera conduit à accepter la première ou la seconde de ces manières de voir. La Morphologie seule ne suffit pas toujours pour décider de l'unité d'un phylum (voy. Séries morphologiques, p. 702), et il est certain qu'objectivement l'hypothèse polyphylétique a plus de chances d'exactitude que l'autre.

L'hypothèse monophylétique est souvent fondée sur l'importance particulière accordée à un organe ou un groupe d'organes pris comme caractéristique essentielle et marque indubitable d'une dérivation commune. Ainsi la chorde dorsale a conduit à la création du phylum des Chordés; les néphridies ont appuyé la généalogie annélide des Vertébrés; le mode de formation

du coelome a permis de diviser les animaux en entérocoéliens et en schizocoéliens, etc., etc. Mais ces groupements généraux, basés uniquement sur des concepts individuels, sont bien éloignés de posséder la valeur des groupements représentés par les classifications étayées sur l'ensemble des caractères, et qui eux conduisent, d'après les connaissances actuelles, à l'idée polyphylétique.

L'hypothèse polyphylétique force d'admettre l'apparition brusque de certaines formes, et bien que cela ne cadre pas avec le transformisme de DARWIN, c'est corroboré par tant de faits qu'il est impossible d'aller contre. L'hypothèse des sauts brusques a été acceptée d'ailleurs par divers transformistes et l'on a vu plus haut les faits paléontologiques que l'on peut invoquer en sa faveur. A la réflexion une raison vient encore à l'appui de cette hypothèse, c'est que beaucoup de formes exigeant pour être viables un ensemble de corrélations concordantes, celles-ci ont dû se rencontrer dès le début, s'établir simultanément au moins avec un certain degré de développement, sans quoi le maintien de la forme n'aurait pas été possible. Lorsque des animaux volants se sont développés en partant de Quadrupèdes (Ptérosauriens, Chiroptères), ils ont dû présenter dès le début un certain ensemble de caractères concordants comme la longueur du tronc par rapport à celle du corps tout entier, un certain développement d'un ou de plusieurs doigts donnant à la membrane alaire l'étendue suffisante pour les soutenir dans le vol, etc., etc. Si ces rapports initiaux n'avaient pas existé, jamais ni Ptérosauriens, ni Chiroptères n'auraient pu se multiplier sous divers modèles secondaires et se conserver. De même lorsque le type Cétodonte a passé à celui des Mysticètes il a bien fallu que l'écartement des branches de la mâchoire inférieure qui accompagne la présence des fanons atteignit d'emblée une certaine valeur, sans quoi les dents n'auraient déjà plus servi à rien et les fanons n'auraient guère pu remplir encore leur rôle habituel, l'animal serait évidemment mort de faim. Une fois accompli ce premier saut qui a donné les Baleinoptères, un accroissement plus régulier a pu engendrer les Baleines.

i) *Hypothèse de la génération hétérogène.* — A propos de ces sauts brusques, il faut rappeler une hypothèse en apparence très paradoxale sur l'origine des formes animales. Comme l'organisation de l'animal achevé se laisse tirer directement du mécanisme de l'ontogenèse, il faut remarquer que, si l'on s'en rapporte à cette dernière, non seulement les Vertébrés supérieurs ne paraissent pas provenir d'êtres semblables aux animaux inférieurs actuels adultes, mais semblent bien plutôt s'être formés dans l'œuf, sous l'influence de causes internes qui auraient fait apparaître brusquement des formes nouvelles bien différentes de celles qui leur avaient donné naissance (*génération hétérogène*, KÖLLIKER). L'opinion de KÖLLIKER qu'un Reptile a pu sortir directement de l'œuf d'un Amphibien n'est peut-être pas aussi paradoxale qu'on le croit volontiers. Il semble qu'un Amniote a pu prendre naissance dans l'œuf d'un ancêtre pourvu de branchies comme un Amphibien, à la suite du développement précoce du système nerveux central, amenant d'abord la production d'une courbure nuchale qui empêcha l'accroissement des arcs branchiaux et qui fut suivie d'un glissement en avant de la colonne cervicale produit par la simple augmentation du volume de toute la zone rachidienne, encore très réduite lorsque s'est formée la courbure nuchale. L'allantoïde précocement développé remplaçant de bonne heure les arcs branchiaux dans leur fonction respiratoire, ceux-ci n'auraient pas eu à développer de lamelles branchiales et auraient pu

garder leur arc vasculaire unique, tandis que l'orifice externe des poches branchiales étant devenu inutile ne se serait pas formé, permettant la confluence du mésoderme des derniers arcs, premier pas dans leur dislocation future, lors de la formation du cou. La situation reculée du cœur, en avant duquel se forment toute la tête et le cou, s'expliquerait aisément par la nécessité de trouver de bonne heure une loge assez spacieuse pour l'organe central de la circulation, qui doit accomplir un travail important à cause du grand développement de la vésicule ombilicale sur laquelle se forme le sang, et cette loge ne peut trouver place ailleurs que dans le mésoderme de la face ventrale du pharynx. Il faut ajouter, d'ailleurs, que la première condition pour que tout ce développement puisse se réaliser résiderait dans la présence d'œufs méroblastiques, c'est-à-dire donnant un sac ombilical volumineux par rapport à l'embryon, et sur lequel se développerait le sang.

Il est vrai que l'on n'assiste jamais à rien de pareil actuellement et que l'on voit toujours sortir d'un œuf un être semblable à celui qui l'a produit. Mais il n'en a peut-être pas toujours été ainsi, et notamment dans les premiers âges de la terre, lorsque les premiers Vertébrés apparaissaient au sein des eaux.

j) *Marche et étendue de l'évolution.* — Le développement des êtres, la phylogénèse ne consiste donc point en une transformation sans fin s'opérant sous l'influence de facteurs à action faible mais continue comme le temps, les milieux, les réactions qu'exercent les différents êtres les uns sur les autres. Les formes animales ne sont point les jouets passifs d'une mutabilité indéfinie; chacune d'elles est fortement maintenue dans certaines limites dont elle ne sort guère. Elles ne se continuent pas non plus en se transformant à travers toute la série des âges et n'ont qu'une durée limitée. Au bout d'un certain temps, lors même qu'elles se trouvent à l'apogée de leur développement en taille, complexité, adaptation ou spécialisation parfaite, elles disparaissent et sont remplacées par d'autres, venues d'une autre souche et qui, ayant languì pendant la prospérité des précédentes, prennent rang à leur tour, se substituent à elles et occupent dans la nature vivante le rôle et la place que celles-ci remplissaient. A chacune des grandes époques géologiques primaire, secondaire, tertiaire, la surface du globe est toujours recouverte par la forêt compacte des êtres vivants, mais celle des temps secondaires n'est pas formée par les rameaux terminaux des troncs de l'époque primaire, elle résulte de plants nouveaux nés à côté des précédents. Pour les Quadrupèdes terrestres la substitution est tout à fait frappante et se produit régulièrement; les Amphibiens dominent à la fin de l'ère primaire pour être remplacés dans le Secondaire par les Reptiles, auxquels se substituent les Mammifères dans le Tertiaire, et enfin dans l'époque actuelle l'Homme voit disparaître devant lui la plupart de ces formes qui l'ont précédé. Seules sont conservées les espèces de petite taille qui doivent à leur petitesse et à leurs faibles besoins de pouvoir vivre à ses côtés.

Les données paléontologiques ne nous font point assister à la naissance et à la formation des Vertébrés. Les premiers connus ont déjà toute la structure de Vertébrés typiques, il ne leur manque rien de caractéristique, et le perfectionnement incontestable que présenteront ultérieurement certains de leurs appareils est absolument insignifiant à côté de la distance qui sépare le plus infime d'entre eux de n'importe quel Invertébré.

Aucune des spéculations sur l'origine des Vertébrés, basées sur l'Embryo-

logie, ne trouve confirmation dans la Paléontologie. COPE a fait remarquer qu'il y a loin en effet entre les transformations constatées par les paléontologistes et celles qu'imaginent les embryologistes d'après certains faits d'ontogénie. Les premiers Poissons connus ont au fond la même structure que ceux d'aujourd'hui, et les différences qu'ils présentent avec leurs représentants actuels sont insignifiantes à côté de celles qu'ils devraient offrir s'ils étaient réellement voisins de formes originelles supposées par les embryologistes. Leur bouche n'est point un paléostome, ils n'ont point d'intestin post-anal, leurs branchies ne montrent point une transition vers celles de l'*Amphioxus*, etc., etc.

On peut soutenir qu'il en est ainsi parce que nous ne connaissons point les premiers Vertébrés réels, car les Poissons du Silurien supérieur et du Dévonien sont les descendants déjà très modifiés de ces ancêtres primitifs. C'est possible, il y a cependant une difficulté, c'est que l'observation faite à l'origine des Poissons (absence de formes vraiment primitives, dans le sens des embryologistes) se répète pour les classes plus récentes et que dans la plupart des cas où l'on peut assister aux débuts d'un groupe quel qu'il soit (classe, ordre, famille) on retrouve la même chose. Il serait bien étonnant que les causes capables de faire disparaître certaines couches fossilifères, ou les restes organiques qu'elles renfermaient, aient toujours agi précisément pour supprimer ces formes intermédiaires en laissant subsister les innombrables restes fossiles que l'on possède cependant déjà. Mais enfin on peut admettre que l'origine réelle des Vertébrés est plus lointaine qu'on n'imagine, que l'apparition des Quadrupèdes remonte au moins aux premiers temps siluriens, celle des Poissons bien avant. Dans ce cas toute la période d'enfancement du monde vertébral échappe à la recherche positive et il faut renoncer à en chercher la clef dans l'observation directe. Mais il ne faut plus parler alors de l'accord de la Paléontologie et de l'Embryologie pour résoudre les problèmes de descendance, car les données de ces deux sciences ont une portée et une valeur bien différentes et ne peuvent sans réserves être disposées bout à bout en un tout continu.

III. — CONCLUSIONS.

La caractérisation des changements constatés dans le développement des Vertébrés au cours des âges géologiques paraît mieux faite par le terme évolution que par le mot transformisme. Il y a en effet évolution indubitable de chaque classe dans des directions données, mais point transformation des unes dans les autres.

Les causes de la formation des différents phylums nous échappent absolument, et tous les facteurs invoqués par les transformistes des diverses écoles sont insuffisants à les faire comprendre. Ces facteurs jouent certainement un rôle dans la différenciation des formes et dans l'évolution des groupes, mais ils sont incapables de faire apparaître ces derniers. C'est justement en adoptant résolument les idées transformistes que l'on a pu saisir leur insuffisance à ce point de vue. Tant que l'on a discuté *in abstracto* les principes mêmes du transformisme on n'a pas abouti à grand'chose, mais du jour où, prenant la théorie de la descendance comme un fait acquis, on a essayé d'en faire l'application, on s'est aperçu que les choses n'étaient point aussi simples qu'on le pensait. Lorsqu'on fut bien persuadé que toute forme animale avait d'abord vécu sous un autre

aspect, et que d'autre part les connaissances anatomiques plus approfondies eurent révélé la complexité et la divergence des organismes, on s'aperçut bien vite que les formes de transition supposées d'après quelques exemples partiels ne pouvaient avoir réellement existé, et le transformisme classique fut combattu par les transformistes eux-mêmes.

Il est impossible de citer ici tous ceux qui ont pris part à cette revision des théories transformistes, mais on peut indiquer quelques noms de transformistes appartenant à des pays et à des milieux bien différents et qui ont contribué à mettre en garde contre les solutions hâtives couramment acceptées. BALFOUR, dans son célèbre *Traité d'Embryologie comparée*, mettait en évidence les difficultés soulevées dans nombre de cas et n'hésitait pas à admettre l'origine diphyllétique de certains groupes. DOHRN, transformiste convaincu, dévoilait l'insuffisance des données de HAECKEL et de GEGENBAUR pour ce qui regarde l'origine des Vertébrés, et par un labeur de trente années montrait la complexité insoupçonnée avant lui des problèmes que cette question soulève. Dans le domaine de la Paléontologie, ZITTEL a fait remarquer les différences très nettes entre les résultats acquis et ceux que la théorie exigerait, DEPÉRET a souligné les erreurs commises par des transformistes trop zélés qui ont confondu l'évolution fonctionnelle d'un organe avec l'évolution réelle d'un phylum, et a montré que les faits paléontologiques ne s'accordent pas toujours avec la logique des idées de DARWIN.

De là est née ce que l'on a appelé la crise du transformisme (LE DANTEC). Ce qui caractérise cette crise, c'est qu'elle résulte non pas de l'opposition d'adversaires, mais de la réflexion de partisans des idées transformistes qui ont senti le désaccord existant entre elles et l'évolution réellement observée.

Aussi la crise du transformisme est-elle bien réelle et ce n'est pas la démonstration de la formation d'une espèce dans un genre existant déjà, ni celle du passage des espèces microbiennes les unes dans les autres qui pourraient la conjurer, car il ne s'agit point de cela. Personne ne nie la possibilité de transformations semblables ou même plus grandes et ne met en doute l'évolution, ce que l'on conteste, c'est la valeur du transformisme dans l'explication de cette évolution et cette manière de voir est parfaitement justifiée.

D'abord le mot transformisme n'exprime point exactement les faits. Il semble vouloir dire que les êtres vivants passent les uns dans les autres d'une manière en quelque sorte indéfinie, or ce n'est point le cas. Les phylums sont très distincts les uns des autres et dans chacun d'eux il n'y a point à proprement parler de véritables transformations, c'est-à-dire des changements profonds, mais de simples modifications évolutives qui n'altèrent point le type fondamental, mais le précisent et le perfectionnent. En outre ces évolutions ne conduisent point à des transformations nouvelles, mais à l'anéantissement et à la disparition des êtres qui les ont subies.

Ensuite les facteurs imaginés par LAMARCK et par DARWIN sont certainement insuffisants pour produire les résultats observés; le temps, postulat indispensable dans les théories de ces auteurs ne paraît point avoir joué le rôle qu'elles lui assignent. Dès le début de l'apparition d'une classe la plupart des phylums qu'elle est susceptible de présenter ne tardent pas à se montrer; comment cela pourrait-il se faire si le temps était la condition majeure des transformations, comme le supposent les théories *minimalistes* de LAMARCK et de DARWIN qui font dériver tout changement de modifications insignifiantes à

chaque génération mais accumulées par le temps? S'il en était ainsi, les phylums se multiplieraient surtout dans l'âge mûr et dans la vieillesse des groupes et non dans leur jeunesse ou même à leur origine comme on l'observe en réalité.

Enfin le transformisme comporte encore certaines contradictions sur lesquelles on glisse d'habitude. DARWIN lui-même n'admettait pas le transformisme intégral de HAECKEL. Dans l'édition définitive de son *Origine des Espèces*, il disait encore, page 569 : « Je crois que tous les animaux descendent de quatre ou cinq formes primitives, tout au plus, et toutes les plantes d'un nombre égal ou même moindre. » D'autres transformistes ont admis les transformations brusques sans s'apercevoir qu'elles sont la contradiction même des théories de LAMARCK et de DARWIN parce qu'elles placent les causes des transformations non pas tant dans les milieux extérieurs, pris au sens le plus large du mot, que dans l'animal lui-même, et c'est d'ailleurs ce qui semble à l'heure actuelle le plus près de la vérité, si l'on réfléchit aux « corrélations » qu'exige toute forme vivante à son apparition.

Le monde vivant évolue — beaucoup moins qu'on ne l'a pensé et l'organisation, je ne dis pas l'écaillure, d'un Poisson du Dévonien ne diffère pas fondamentalement de celle d'un Poisson actuel — mais cette évolution paraît surtout dépendante de causes internes, elle s'indique brusquement et de bonne heure pour chaque groupe, loin d'être le résultat d'une longue suite de temps.

On peut donc être un évolutionniste convaincu et repousser non moins résolument le transformisme. Et ce n'est pas là simplement une question de mots et de mesure, car, si les théories transformistes sont vraies, l'explication mécanique du monde vivant est bien différente de ce qu'elle sera si, au contraire, c'est l'évolution avec ses brusqueries et ses divergences qui constitue la réalité.

BIBLIOGRAPHIE

Outre les ouvrages indiqués dans les bibliographies p. 8, p. 578 et p. 698, voyez : Pour la bibliographie du chap. III. — L. AGASSIZ. *De l'espèce et de la classification en Zoologie*. Traduction française par Vogeli, de *Essay on classification*, revue et augmentée par l'auteur. Paris, 1869. — A. VON KÖLLIKER. *Allgemeine Betracht. zur Descendenzlehre*, in *Anat. und system. Beschreib. d. Alcyonarien*. Abhandl. d. Senckenberg, naturf. Gesellschaft, Bd VIII, 1872. — G. POUCHET. *Ch. Robin, sa vie et son œuvre*. Journal de l'Anatomie, 1886. — ED. PERRIER. *Traité de Zoologie*, fasc. 1 (pour la question de l'espèce et des classifications). — J. KOLLMANN. *Die Weichteile d. Gesichts und die Persistenz der Rassen*. Anat. Anzeig., Bd XV, 1898. — L. LORTET. *Note sur les animaux de l'ancienne Égypte*. Comptes rendus Assoc. Anatomistes, 1901. — R. WIEDERSHEIM. *D. Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit*, 1902. — L. LORTET et GAILLARD. *La faune momifiée de l'ancienne Égypte*. Arch. Musée hist. nat. Lyon, T. X, 1903. — LE DANTEC. *La crise du transformisme*, Paris, 1909. — DE VRIES. *Espèces et variétés*. Trad. franç. par Blaringhem. Paris, 1909.

Pour les théories transformistes : LAMARCK. *Philosophie zoologique*, 2^e édit. précédée d'une notice par Ch. Martins. Paris, 1873. — E. HAECKEL. *Histoire de la création des êtres organisés d'après les lois naturelles*, trad. franç. par Letourneau. Paris, 1874. — LE MÊME. *Anthropogénie ou histoire de l'évolution humaine*, trad. franç. par Letourneau. Paris, 1877. — CH. DARWIN. *L'origine des Espèces*. Trad. franç. sur l'édit. définitive par Ed. Barbier. Paris, 1882. — ED. PERRIER. *La Philosophie zoologique avant Darwin*. 2^e édit. Paris, 1886. — Y. DELAGE. *L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie*, 2^e éd. Paris, 1903. — PAULY. *Darwinismus und Lamarckismus*. München, 1905. — C. K. SCHNEIDER. *Einführung in die Descendenztheorie*. Iéna, 1906. — TH.

BOVERI. *Die Organismen als historische Wesen*. Würzburg, 1906. — LE DANTEC. *La crise du transformisme*. Paris, 1909. — Y. DELAGE. *Les théories de l'Évolution*. Paris, 1909. — DE VRIES. Voy. ci-dessus.

Pour l'origine de l'Homme voyez bibliogr. p. 698.

Pour l'origine ou pour la phylogénèse des Vertébrés : C. SEMPER. *Die Stammverwandschaft d. Wirbelthiere*, etc. Arbeit. a. d. zoolog. Instit. zu Würzburg, Bd II, 1875. — BASTESON. *The Ancestry of the Chordata*. Quaterly Journ. of micros. Science, Vol. 26, 1886. — COPE. *On the Phylogeny of the Vertebrate*. *Proced. Americ. Philosoph. Soc.*, Vol. 30, 1892. — Y. DELAGE et ED. HÉROUARD. *Traité de Zoologie concrète*. T. VIII, Les Procordés (contient une très riche bibliographie). — CH. MINOT, SEDGWICK. *Contribution à la détermination des ancêtres des Vertébrés*. *Arch. zoolog. expérimentale*, 3^e série, T. V, 1897. — ED. PERRIER. *L'origine des Vertébrés*. *Revue générale des Sciences*, 1898. — W. H. GASKELL. *The origin of Vertebrates*, 1908. (Livre très curieux, renferme les travaux publiés pendant plusieurs années par l'auteur, et le développement de sa théorie sur l'origine des Vertébrés aux dépens des Gigantotrachés). — H. H. WILDER. *History of the Human Body*. New-York, 1909.

INDEX ALPHABÉTIQUE GÉNÉRAL ⁽¹⁾

A

	Pages.		Pages.
Acanthodes.	598	Anthropomorphae.	695
Acanthopterygii.	609	Antimères (déf.).	9
Accipitres.	656	Anura.	623
Acentriques (vertèbres).	173, 182	Aorte dorsale.	448
Acetabulum.	221	— ventrale.	447
Acropode.	239	Aortiques (arcs).	64, 447, 465
Actinotrichia.	140	Aortiques (crosses).	461
Adaptation au vol.	246	Apoda.	621
Aglossa.	624	Apodes.	609
Agnatha.	594	Appareils (déf.).	15
Aire phrénique.	128	Aqueduc du limaçon.	391
Aire transparente.	106	— du vestibule.	391
Aistopoda.	679	Archæornithes.	652
Alisphénoïde.	192, 202, 204	Archencéphale.	289
Allantoïde.	109, 113, 539	Archentéron.	19
Amnios.	112	Archipallium.	342
Amphibia.	616	Arcifera.	624
Amphistylie (suspension).	195	Arcifère (ceinture pectorale du type).	222
Anacanthini.	609	Arcocentriques (vertèbres).	174, 183
Analogie (déf.).	11	Arc hémal.	178
Anatomie (déf.).	1	Arc hyoïdien.	34, 210
— comparée (déf.).	2	— jugal.	200
— générale (déf.).	4	— mandibulaire.	34, 193
— philosophique (déf.).	4	Arcs temporaux.	200
Ancylopoda.	677	— viscéraux (en général).	34
Angle cervico-ventral.	85	— viscéraux (des Ichthyopsidés).	63
Angulaire (os).	194	— — (des Amniotes).	82
Anomodontia.	631	Arcualia.	173
Anseriformes.	656	Ardeæ.	656
Anthropoidea.	693	Artères (déf., structure).	498

(1) Cet index renferme, outre les termes spéciaux d'Anatomie et d'Embryologie, les noms des grandes divisions des Vertébrés (classes, sous-classes, etc.) jusqu'aux sous-ordres inclusivement. Les noms des genres sont donnés dans un index spécial.

	Pages.		Pages.
Artères segmentaires.	476	Branchiaux (sillons).	34
— viscérales.	479	Branchies (structure).	420
— vitellines.	448, 451	— en bourse.	78, 416
Arthrodira.	614	— en table.	69, 418
Articulation cranio-vertébrale. . .	198	— pectinées.	75, 418
Artiodactyla.	675	Branchiomérie.	569
Astérospondyles (vertèbres). . . .	183	Branchiophore (lamelle).	77
Atheca.	641	Branchiosauri.	617
Atlas.	177, 185, 187, 189	Branchiostège (membrane). . . .	76
Autopode (déf.).	142, 239	Branchiostomata.	592
Autopode (composition typique de l')	240	Bréchet.	225
— des digitigrades.	243	Bronche (Lamproie).	79
— des plantigrades.	241	Bronches (des Mammifères). . . .	431
Autosauria.	646	Bronches (des Oiseaux).	429
Autostylique (suspension).	195	Bulbe artériel.	454
Aves.	650	— du cœur.	447
Axes du corps.	10	— rachidien.	315
Auximétamère (crâne).	206	— uréthral.	559
		Bunodontes (dents).	407
B		C	
Bande ganglionnaire.	295	Cæcum.	402
Bandelettes mésodermiques. . . .	26	Canal auriculaire.	447
— optiques.	336	— cochléaire.	394
— sternales.	180	— d'Arantius.	487, 490
Basibranchial.	210	— de Cuvier.	448, 480
Basihyal.	210	— de Müller.	532, 556
Basioccipital.	192, 202, 204	— de Wolff.	518, 532, 556
Basipode.	239	— endolymphatique.	389
Basisphénoïde.	192, 202, 204	— neurentérique.	21
Batoidei.	600	— péritonéal.	115
Blastocœle.	24	— thoracique.	510
Blastoderme.	23	Canaux semi-circulaires.	389
Blastopore.	19	Capillaires aériens.	430
Blastula.	19	— (vaisseaux).	497
Bonnet (estomac).	401	Caprimulgi.	658
Bouche (dévelop.).	46	Capsule interne.	336
— (origine, phylogenèse).	58	— surrénale.	439
Bouchon cloacal.	137	Cardiobranchial.	68, 210, 212
Bourgeons dentaires.	405	Carnivora.	685
Bourgeon frontal ou fronto-na-		Carotides (des Amphibiens). . . .	471
sal.	51, 53	— (des Sélaciens).	468
— hépato-cystique.	113	Carré (os).	193, 201
— du goût.	158	Cartilage (calcification du). . . .	170
— maxillaires.	54	— (formation du).	169
— nasaux.	51	— de Meckel.	193
Bourse (marsupium).	161	— palato-carré.	193
Botal (canal de).	471	Cartilages parachordaux.	190
— (trou de).	465	Catarrhiniens.	695
Branchiale (chambre).	75, 218	Cathartæ.	656
Branchiaux (annexes et dérivés). .	88	Catostomi.	609
Branchiaux (arcs).	34, 63, 82	Caudale (formation de l'extrémité).	107
— (nerfs, dével. des).	298		

	Pages.		Pages.
Cavité gastrale.	24	Cœlentéron.	19
— mandibulaire.	41	Cœlome.	23
— péricardique.	99	Cœur.	452
— péritonéale.	132	Cœurs lymphatiques.	505
— pleurale.	132	Coiffe cardiaque.	85, 111
— prémandibulaire.	40	Côlon.	403
Cavités céphaliques.	41, 64, 281	Colonies ou cormes.	10
Cellules cordonales.	308	Colonne somatique motrice.	309
— de soutien.	157, 372	— — sensible.	310
— radiculaires.	308	— splanchnique motrice.	309
— sensorielles.	157, 372	— — sensible.	310
— sympathiques.	367	— vertébrale chez les principaux groupes.	182
Ceinture pectorale des Poissons.	217	Columelle (oreille moyenne).	196
— des Tétrapodes.	221	— (oreille interne).	394
— pelvienne.	228	Columbæ.	658
Cénogenèse.	736	Colymbiformes.	655
Central (os).	239	Complexes osseux du crâne des Mammifères.	202
Cephalochordata.	580	Concrescence.	20
Cératobranchial.	210	Condylarthra.	672
Cératohyal.	210	Cône artériel.	453
Ceratopsia.	636	Copules.	68, 210, 212
Ceratotrachia.	140, 233	Coprodæum.	540
Cerveau moyen.	327	Convergence (phénomènes de).	703
Cervelet.	324	Coraciæ.	658
Cetacea.	681	Coraciiformes.	658
Chamæleontes.	648	Coracoïde.	217, 221
Champ nasal.	51	Cordon antérieur.	311
Charadriiformes.	657	— génital.	547
Chelonia.	640	— latéral.	311
Chiasma optique.	336	— néphrogène.	519
Chiroptera.	690	— ombilical.	29, 104
Choanes.	52, 374	— postérieur.	311
Chondrocrâne.	190	Cornée transparente.	380
Chondrostei.	605	Cornets du nez.	375
Chordacentriques (vertèbres).	174, 183	Coronaires (artères).	476
Chorde dorsale.	22, 182	Corps caverneux.	559
Chordentoblaste.	21	— épistrié.	340
Chorion.	113	— genouillés.	292, 337
Choroïde.	380	— mamillaires.	292
Choroïdienne (fente).	380	— postbranchiaux.	92
— (glande).	384	— précommissural.	341
Chromaffines (cellules).	440	— spongieux.	559
Ciconiæ.	656	— strié.	339, 344
Ciconiiformes.	656	— suprapéricardique.	92
Citerne de Pecquet.	510	— suprarénaux.	439
Cladistia.	694	Corpuscules épithéliaux.	92
Classifications.	750	— lamelleux.	159
Clavicule.	221, 224, 225, 227	— tactiles.	159
Clitoris.	549, 554	Corrélation.	2, 707
Cloacale (membrane).	108, 137, 539	Côtes.	178
Cloaque.	402	Cou (formation du).	93
— des Amniotes.	539	Couches optiques.	292
— des Ichthyopsidés.	537		
Cloisonnement du tronc.	115		

	Pages.		Pages.
Courbures cérébrales.	294	Dinosauria.	634
Courbure nuchale.	85	Diphycerque (nageoire).	234
Crâne.	190	Diphyodontie.	406
— (théorie vertébrale du).	203	Dipleure (forme).	10
Crâne auximétamère.	206	Diplospondylie.	181
— platybasique.	197	Dipneusti.	610
— protométamère.	206	Diprotodontia.	668
— tropibasique.	197	Diverticules péri-cesophagiens.	99
Craniens (nerfs).	357	Dolichosauri.	646
Cranio-vertébrale (articul.).	198	Duplicidentata.	687
Creodonta.	684	Duvet.	153
Crête neurale.	31, 295	Dysdipleure (forme).	10
Crêtes acoustiques.	390		
Cripturiformes.	657	E	
Cristallin.	379	Écailles cornées.	153
Crocodylia.	637	— ganoïdes.	152
Crossopterygii.	604	— placoïdes.	151
Cryptodira.	642	— souples.	152
Cubitus.	239	Ectoderme.	19
Cuculi.	658	Écusson embryonnaire.	25
Cuculiformes.	658	Edentata.	670
Cumulus proliger.	529	Elasmobranchii.	596
Cutanée (grande artère).	477	Electriques (organes).	286
Cutisblatt.	259	Email (organes de l').	405
Cyclospindyles (vertèbres).	183	Embryologie (définition).	5
Cyclostomata.	594	Entoderme.	19
Cypseli.	658	— définitif.	32
Cytocormies (déf.).	14	— sub-blastocœlien.	24
		Entoglosse (os).	211
D		Epibranchial (os).	210
Dentaire (os).	194	Epibranchiale (gouttière).	89
Dents (déf. — développ.).	403	Épicoracoïde.	221
Dérivés de l'ectoderme.	30	Épiderme.	145
— de l'entoderme.	31	Epididyme.	536
— du mésoderme.	35	Epigastrique (artère).	477
Dermatoptera.	690	Epihyal.	210
Derme.	147	Épimère.	35
Dermiques (os).	150	Épiphyse.	331
Dérotèmes.	622	Épiploons.	131, 132
Deutérencéphale.	289	Epipubis.	228
Diaphragme branchial.	68	Episoma.	94, 582
— (formation du — chez les Poissons).	115	Episternum.	223
— chélonique.	121	Épithalamus.	292, 331
— dorsal.	127	Épithélium adamantin.	151
— ornithique.	123	— germinatif de Waldeyer.	528
— primaire.	123	Epoophore.	536
— thoraco-abdominal.	124	Époque d'apparition des classes.	718
— ventral.	127	Espèce.	755
Diarthroses.	172	Espèces fossiles (mode d'apparition des).	723
Didelphes.	548	— (stabilité de certaines).	757
Diencephale.	330	— (variabilité des).	755

	Pages.
Estomac.	399
Eudipleure (forme).	10
Eusuchia.	638
Euthéria.	667
Ethmoïde.	192, 202
Évolution (caractères de l').	755
— directe.	723
— embryologique.	735
— et progrès.	730
— fonctionnelle.	703
— (irréversibilité de l').	734
— (marche et étendue de l').	762
— paléontologique.	715
Exosquelette.	167

F

Fabricius (bourse de).	403, 541
Faisceau bulbo-tectaire.	319
— cérébelleux direct.	309
— cortico-médial.	340
— fondamental (ant.-lat.).	312
— de Goll et de Burdach.	311
— de Gowers.	310
— lobo-bulbaire.	338
— lobo-épistriatique.	338, 340
— lobo-spinaux.	338
— longitudinal postérieur.	312
— mamillo-bulbaire.	338
— mamillo-thalamique.	336, 339
— olfactif.	340
— olfacto-habénulaire.	340
— olfacto-hypothalamique latéral.	338, 340
— — médial.	338, 340
— pyramidal croisé.	312
— pyramidal direct.	312
— sensitivo-moteur (réflexe).	312
— somatique moteur.	312
— spino-cérébelleux dorsal.	309, 325
— — ventral.	310, 325
— tecto-bulbaire.	320
— thalamo-bulbaire.	320
Falconiiformes.	656
Fémur.	239
Fente choroïdienne.	380
Fentes palatines.	53
— viscérales.	33, 67
Fenêtre ovale.	391
— ronde.	392
Feuillet germinatifs.	19
Feuillet (estomac des ruminants).	401
Fibres arciformes.	325

Fibres musculaires (groupement des).	264
Fibula.	239
Filum terminale.	137, 308
Firmisternia.	624
Firmisternien (ceinture du type).	222
Fissipedia.	685
Foie.	411
Follicule de Graaf.	529
Forme spécifique (précocité de la).	739
Formes intermédiaires (préten- dues).	759
Fornix.	343, 347
Fosse hypophysaire.	190
Fosses temporales.	200
Fossette buccale.	47
Fossette cristallinienne.	379
Fossettes olfactives.	51
Frontaux (os).	192, 202, 204
Funiculaires (noyaux).	311

G

Galliformes.	657
Gamètes.	528
Ganglions lymphatiques.	443, 511
— nerveux (dévelop.).	295
Ganodonta.	672
Gastrocentriques (vertèbres).	177
Gastrula.	19
Geckones.	647
Génération (hypothèse de la gé- nération hétérogène).	762
Génital (cordon).	547, 556
Génitales (glandes).	527
Géphyrocercie.	234
Germes vasculaires.	449
Gésier.	400
Glande mammaire.	161
Glandes de l'estomac.	401
— de Harder.	387
— génitales annexes.	561
— infundibulaire.	437
— intestinales.	402
— hémolymphatiques.	443
— lacrymale.	387
— salivaires.	411
— sébacées.	161
— à sécrétion interne.	435
— sudoripares.	160
— vaso-lymphatiques.	443
— vaso-sanguines.	444
Glénoïde (cavité).	221

	Pages.		Pages.
Glomérules (olfactifs)	340, 373	Ilots de sang	449
— (rénaux)	517, 520, 523, 527	Infundibulum	289
Gout (bourgeons du)	158	Innervation des muscles	265
Gouttière épibranchiale	89	Insectivora	689
— hypobranchiale	88	Insectivora vera	689
— nasale	52	Interdorsalia	174
— médullaire	27, 288	Interépineux (os)	234
— neurale	27, 288	Interpariétal (os)	199
Gravigrada	671	Interrénal (organe)	440
Griffes	244	Interrénale (veine)	484
Gubernaculum	560	Intestin antérieur	398
		— moyen	401
		— post-anal	134
		— postérieur	402
		— préoral	32
		— spiral	401
		Ischion	221, 229
H		J	
Haplomi	609	Jabot	399
Hemichordata	580	Jacobson (organe de)	378
Hermaphrodisme	564	Jugal (arc)	200
Hétérocerque (queue)	234	— (os)	192
Heteromi	609		
Hétéroplastiques (organes)	14		
Hippoidea	673		
Histologie (déf.)	5		
Holocephali	602		
Holonéphros	518		
Holostei	606		
Homocerque (queue)	235		
Homodynamie	12		
Homoplastiques (organes)	14		
Homologie (déf.)	12		
Homotypie	12		
Humérus	239		
Hymen	558		
Hyomandibulaire	194		
Hyostylique (suspension)	195		
Hypochorde	32		
Hypomère	35		
Hypophyse	49, 439		
Hyporachis	153		
Hyposoma	582		
Hypothalamus	338		
Hypotrèmes (Sélaciens)	68, 600		
Hyracoeidea	677		
Hystericomorphes	688		
I		L	
Ichthyornithes	655	Labyrinthe membraneux	390
Ichthyosauri	633	Lacertæ	647
Ichthyosauria	633	Lacrymal (canal)	387
Ichthyotomi	598	— (glande)	387
Iliques primitives (artères)	478	— (os)	192
Ilion	221, 228, 232	— (sillon)	52
		Lagena	389
		Lame dentaire	404
		Lames palatines	54
		Langue	409
		Lari	657
		Larynx	424
		Larynx dorsal	433
		— ventral	432
		Lemnisque latéral	319
		— médial	319
		Lemuroidea	692
		Lepospondyli	617
		Lèvres faciales	56
		— palatines	56
		— pharyngiennes	56
		— (grandes)	549
		— (petites)	549
		Ligament diaphragmatique	556
		— gastro-hépatique	129

	Pages.
Ligament pneumo-hépatique.	120
— suspenseur du foie.	129
Ligne mammaire.	163
— primitive.	105
Limicolæ.	657
Lissamphibia	621
Litopterna.	677
Lobes caudaux.	27
Loi biogénétique fondamentale.	736
Lois de von Baer.	741
Lophodontes (dents).	407
Lymphatique (système)	501
Lymphatiques (capillaires)	512
— (cœurs)	505, 508
— (ganglions)	443, 511
— (vaisseaux).	512

M

Malacopterygii.	608
Mammalia.	662
Marsupialia.	667
Marsupium.	161
Médullaires (cordons).	530
Megachiroptera.	691
Membrane basilaire	394
— branchiostège.	76
— bucco-nasale.	55
— cloacale.	108, 137
— obturante.	34
— pharyngienne.	33, 46
— pleuro-péricardique.	120
— de Reissner.	395
Membres (généralités, développ.).	138
— (origine des)	249
— pentadactyles.	239
Mésencéphale.	290
Mésenchyme.	38
Mésentère.	113, 128
Mésobranchial (triangle-externe).	70
— (triangle-interne).	74
Mésocarde	129
Mésocardes latéraux	118
Mésoderme.	25
Mésogastre.	131
Méso-hépatique antérieur. 111, 115,	118
Méso-latéral.	119
Mésomère.	35
Mésonéphros.	518
Métamère (déf.).	9
Métamérie chez les Vertébrés.	567

Métamérie de la moelle.	313
Métapleures.	584
Métapode	239
Metathalamus.	292
Métencéphale	290
Microchiroptera.	691
Microsauri.	627
Modifications (lentes, brusques).	723
Moelle.	307
Monodelphes.	548
Monophylétique (hypothèse).	761
Monophyodontie.	406
Monorhinie	50, 62, 373
Monotremata.	665
Morphologie (déf.).	1
Mosasauri.	646
Muscles de l'œil.	285
— hypobranchiaux.	271, 278
— innervation des.	265
— latéro-dorsaux	271, 274
— latéro-ventraux.	271, 276
— spinaux (développ.).	256
— — (des Ichthyopsidés).	268
— — (des Amniotes).	274
— viscéraux (des Ichthyopsidés)	281
— — (des Amniotes).	283
Multituberculata.	666
Myélencéphale.	290
Myoblastes.	261
Myocœle.	36
Myomère	262
Myomorphes.	688
Myosepte primitif.	262
— horizontal.	268
Myotome.	35, 37, 257, 260
Myrmecophagida.	63
Mystacoceti.	683

N

Nageoires (généralités; développ.).	140
— impaires.	233
— paires.	237
— (squelette des).	233
Nasaux (os).	192, 202, 204
Neornithes.	654
Néocrâne.	206
Néopallium.	344
Néosegmentation (du rachis).	180
Néostome	59
Néphridie.	562
Néphrocœle.	36
Néphrogène (cordon).	519

	Pages.		Pages
Néphromixie.	562	Olive bulbaire.	323
Néphrostome.	520	Ombilic.	113
Néphrotome.	35	Ombilic cutané.	104, 112
Nerfs acoustico-latéral.	360	— intestinal.	104
— craniens.	357	Omosternum.	223
— craniens (métamérie des).	365	Ongles.	156, 244
— facial.	359	Opercule branchial.	75, 81
— glosso-pharyngien.	362	— labyrinthique.	196
— hypoglosse.	364	Operculaire (os).	194
— moteur ocul. com.	357	Ophidia.	648
— mot. oc. externe.	358	Opisthomi.	610
— olfactif.	357	Opisthotique (os).	192
— optique.	357	Orbito-sphénoïde.	192
— pathétique.	358	Organes.	14
— pinéal.	333	— à développ. divergent.	705
— du prosencéphale.	357	— de Jacobson.	378
— rachidiens.	352	— de la ligne latérale.	157
— spinal.	362	— de l'email.	405
— trijumeau.	358	— de l'ouïe.	388
— vague.	362	— électriques.	285
— (développ. des).	295	— hétéroplastiques.	14
Neuroblastes.	300	— homoplastiques.	14
Neurocrâne.	190	— interrénal.	440
Neuromérie.	294	— olfactif.	373
Neurone.	302	— rudimentaires.	711
Neuropore antérieur.	21	Oreillette.	447
Névrogie.	300	Origine des feuillets (Amphioxus).	19
Nictitante.	386	— (Sélaciens).	23
Nœud caudal.	29	— des membres : théorie de Bal-	
Nomarthra.	670	four-Mivart-Tacher.	250
Notocentriques (vertèbres).	176	— — de Dohrn.	249
Noyaux amygdaliens.	340	— — de Gegenbaur.	249
— cochléaires.	321	Ornithodelphes.	546
— dentelés.	325	Ornithopoda.	636
— funiculaires.	311	Orthopoda.	636
— olfacto-hypot. lat.	340	Os (formation de l').	171
— olfacto-hypot. médial.	340	— dermiques.	150
— rouge.	325	— de remplacement.	168
— sensitif du thalamus.	320	— de revêtement.	168
— tegmentaire.	330	Ossification enchondrale.	168
— trapézoïdes.	323	— périchondrale.	168
— vestibulaires.	321	Ostariophys.	608
— vitellins.	23	Osteolepida.	604
Nutrition (appareils de la).	396	Ostracodermi.	612
		Oviducte.	534, 552, 553, 555
		— entovarique.	534
		— parovarique.	534
		Ovocyte.	529
		Ovogenie.	529
		P	
		Palais primitif.	53
		Palatines (fentes).	53

	Pages.		Pages.
Palatines (lames)	54	Phylums (indépendance des)	760
Palatins (os)	194	Pici	659
Palato-carré	193	Pinéal (appareil)	331
Palæospondyli	612	Pinnipedia	686
Paléocrâne	206	Pisces	596
Pancréas	413	Placodes	61, 385
Panizza (pertuis de)	462	Placodontia	631
Panse (estomac)	401	Plagiostomi	599
Papilles acoustiques	390	Plaque basilaire	190
Parabronches	430	— latérale	35
Paradidyme	536	— moyenne	35, 519
Parallélisme (théorie du)	735	— musculaire	258
Paroophore	536	— neurale (embryon)	20
Paraphyse	293	— neurales (osseuses des Chélo- niens)	642
Parasphénoïde	193	— olfactive	31
Parasuchia	637	Plastide (déf.)	9
Parathyroïdes	92	Platyrrhiniens	694
Parelasauri	630	Plectognathi	610
Pariétal (organe)	331	Plesiosauroi	633
— (os)	192	Plesiosauroia	632
Passeriformes	659	Pleurodira	642
Pattes	141	Pleuro-occipitaux (os)	192
Pattes (forme des)	143	Pleuro-péricardique (membrane) . .	120
Paupières	386	Pleuropterygii	598
Peau	145	Pleurotrèmes (Sélaciens)	68, 599
Pecora	676	Plèvres (Cyclostomes)	78
Pediculati	610	— (Chéloniens)	121
Pénis	554, 559	— (Oiseaux)	126
Pentanches (Squales)	70	— (Mammifères)	127
Percesoces	609	Plis latéraux de fermeture	115
Pérennibranches	622	Plumes	153
Périblaste	23	Polyspondylie	181
Péricarde	99, 116, 120	Poches branchiales secondaires . . .	68
Péricardiaco-péritonéal (conduit) .	116	Poche mammaire	161
Périchondre	168	Poils	155
Péri-lymphatiques (espaces)	390	Polyphylétique (hypothèse)	761
Périnéal (éperon)	545	Polyprotodontia	668
Périnée	137	Pores abdominaux	114
Perissodactyla	673	Post-frontaux (os)	192
Péroné	239	Poumons des Reptiles	427
Personnes (déf.)	10	— des Oiseaux	429
Pertuis de Panizza	462	— des Mammifères	431
Pétreux (os)	192	Poumons (phylogenèse des)	432
Petromyzontes	595	Précervical	170
Phaeochromes (organes)	440	Précervical (sinus)	85
Phanerglossa	624	Préfrontaux (os)	192
Pharyngiens (os)	241	Prémaxillaires (os)	192
Pharyngo-branchial	210	Préoptique (nerf)	357
Pharynx	398	Prépéricardique (paroi)	70
Phœnicopteri	656	Prépuce	560
Phylogenèse de l'organe visuel . . .	385	Présphénoïde (os)	192, 202, 204
Phylum des Vertébrés (généralités) .	577	Primates	691
— (caractères des)	722	Proboscidea	678
— (évolution et destinée des) . . .	726		

	Pages.
Sinus veineux.	447
— veineux (formation du — chez la Lamproie).	455
Sinusoïdes	497
Sirenia.	680
Sole (de l'ongle).	244
Solénocytes.	588
Somatique (divis. — du syst. nerv.).	306
Somatopleure.	22
Somites ou seg. primordiaux.	22
Sous-clavière (artère).	477
Sphenisciformes.	655
Sphincters vasculaires.	499
Spino-occipitaux (nerfs).	206
Spiraculum.	34, 418
Splanchnique (divis. — du syst. nerv.)	306
Splanchnocoele.	36
Splanchnocrâne.	190
Splanchnopleure.	22
Spongoblastes.	300
Squamosal (os).	192, 202
Squelette axial.	173
— (déf. du).	167
— des membres.	233
Stabilité de certaines espèces.	757
Steganopodes.	656
Stegocephalia.	616
Stegosauri.	636
Stereospondyli.	620
Sternum des Amphibiens.	221
— costal.	223
— (formation du).	179
— des Mammifères.	227
Stigma.	530
Stomodæum.	31, 48
Striges.	658
Stylopede.	142, 239
Suina.	676
Surangulaire (os)	194
Supra-occipital (os).	192
Suprarénaux (corps)	449
Suprascapulum.	221
Surrénales (capsules).	440
Symbranchii.	609
Synarthroses.	173
Syrinx	425
Systèmes (définition).	14
— artériel.	465
— lymphatiques	501
— musculaire.	256
— nerveux.	283
— — central.	307
— — périphérique.	352

	Pages.
Système vasculaire sanguin	446
— veineux	480
— uro-génital.	512
— — (phylogenèse du).	562

T

Taches acoustiques.	390
— tactiles.	159
Tapiroidea.	673
Tectospondyles (vertèbres).	183
Tégument	145
Télocéphale.	339
Teleostei.	607
Teleostomi.	602
Téloblaste.	30
Temnospondyli.	620
Temporal (os).	199
Temporales (fosses).	200
Temporaux (arcs).	200
Terminaisons nerveuses.	159
Testicule.	530
Testicules (migration des)	560
Thalamus. 292.	335
Thecophora.	642
Théorie du neurone.	303
— de la récapitulation.	735
— — (critique de la).	738
— du parallélisme.	735
Theriodontia.	630
Theromorpha.	630
Theropoda.	635
Thymus.	91
Thyroïde (glande).	88
— (cartilage)	215
Tillodontia.	686
Tinamiiiformes.	657
Toit optique 292,	327
Toxodontia.	678
Trachée.	425
Tragulina.	676
Transformations et durée des types	732
Transition (formes de).	725
Trapézoïdes (noyaux)	323
Triconodonta.	667
Trigone cérébral.	346
— vésical	547
Trionychoidea.	642
Trituberculata.	668
Trochléaire (nerf)	358
Trompe d'Eustache.	391
Tronc (déf., limite, constitution) . .	99
Tubercule cendré.	292

	Pages.		Pages.
Tubercule génital.	549	Veine caudale.	480
— lingual.	86	— caves antérieures	490
Tuniques artérielles.	498	— cave postérieure	481, 493
Tylopoda.	677	— cutanée (grande).	487
Tympan.	391	— hépatiques.	449
— (corde du).	359	— hépatique ventrale.	455
Types craniens.	197	— interrénale	484
Typotheria.	678	— de Jacobson	484
U		— jugulaires.	448
Ulna	239	— jugulaire inférieure	481
Unguéal (lame ou plaque).	156, 244	— latérale.	448
Ungulata.	672	— latérale de la tête	480
Unités morphologiques des divers		— lymphatique (grande).	510
ordres.	9	— ombilicales.	487
Urètre métanéphrique.	525	— omphalo-mésentérique.	448
— mésonéphrique.	523	— porte	480, 492
— (migration de l').	547	— sous-intestinale.	448, 480
— wolffien	523	Veines vitellines.	448
Urèthre.	559	Ventricule du cœur.	447
Urochordata.	581	— succenturié.	399
Urodela.	622	Ventricules cérébro-spinaux.	291
Urodaeum.	540	Vermiculaire (appendice)	403
Uro-génital (appareil).	551	Vertébrales (artères)	477
— sinus	547	Vertèbres (caractères généraux).	173
Uro-génitale (union).	532	Vertébrés (limitation du groupe des)	580
— fente	549	— (phylum des).	577
Utérus	555	— (métamérie des).	567
Utricule (oreille interne).	389	— (les — et l'évolution).	699
Urostyle.	185, 186	— (caractérisation précoce des)	718
V		Vésicule auditive primitive.	399
Vagin	546, 548, 557	— caudale.	33
Vaisseaux (développement).	449	— optique primitive.	289, 379
— (origine, ramification, structure)	494	— séminales	558
— capillaires.	497	Vessie natatoire.	432
— de l'œil.	384	— urinaire.	358, 542, 545, 547
Valvules artérielles.	498	Vestibulaire (nerf)	317, 321
— ostiales.	499	Vestibulaires (voies)	321
— pariétales.	499	Voile pharyngien.	47
Variabilité (limites de la).	756	Vomer.	193, 202, 204
Variation latérale.	723	X	
— (mode de).	756	Xenarthra.	671
Veines (déf., structure).	498	Xyphoïde (appendice).	223
— azygos	492	Z	
— branchiale impaire.	455, 466	Zeugopode.	142, 239
— cardinales.	448, 480		

INDEX ALPHABÉTIQUE DES NOMS DE GENRES

A

	Pages.		Pages.
Acanthias.	600	Amphibamus.	617
Acanthodes.	599	Amphictis.	686
Accipiter.	656	Amphicyon.	686
Acentrophorus.	606	Amphilestes.	668
Aceratherium.	674	Amphipnous.	609
Acipenser.	605	Amphioxides.	592
Acrodus.	599	Amphisbaena.	648
Acteosaurus.	646	Amphisorex.	689
Actinodon.	620	Amphitherium.	668
Adapis.	693	Amphitragulus.	676
Adapisorex.	698	Amynodon.	674
Aelurictis.	686	Anabas.	609
Aelurosaurus.	631	Anableps.	609
Aetobatis.	600	Anaptomorphus.	693
Aepyornis.	654	Anas.	656
Aetheolepis.	606	Anchippodus.	687
Aetosaurus.	637	Anchisaurus.	635
Agama.	647	Anchitherium.	674, 703
Agriochœrus.	676	Ancodus.	723
Albula.	608	Anguilla.	609
Alca.	657	Anguis.	647
Alcedo.	658	Anomalurus.	688
Alligator.	639	Anoplotherium.	675
Alopecias.	599	Anser.	656
Alytes.	624	Antilocapra.	677
Amblotherium.	668	Antrachotherium.	675, 676, 723
Amblyopsis.	609	Anthropopithecus.	696
Amblyrhynchus.	647	Anthropops.	696
Amblystoma.	222	Antrachosaurus.	620
Ameiurus.	608	Apatornis.	655
Ameiva.	647	Aphanapteryx.	660, 702
Amia.	606	Aptenodytes.	655
Amiopsis.	606	Apteryx.	654
		Aptornis.	657

	Pages.
Aquila.	656
Ara.	658
Archaeobatis.	599
Archaeopteryx.	650, 653, 660, 719, 726, 728,
Archegosaurus.	759
Arctocyon.	620
Arctomys.	684
Ardea.	688
Arvicola.	656
Asinus.	688
Aspidorhynchus.	674
Asymetron.	606
Ateles.	592
Atherina.	694
Atlantosaurus.	609
Auchenia.	635
Avahis.	677
	692

B

Babirussa.	676
Balaena.	683
Balaeniceps.	656
Balaenoptera.	683
Balistes.	610
Baphetes.	620
Baptanodon.	634
Barbus.	608
Basiliscus.	647
Batrachoseps.	622
Bdellostoma.	595
Belodon.	637
Belone.	609
Belonostomus.	606
Bernissartia.	639
Beryx.	610
Boa.	648
Boavus.	649
Bolodon.	667
Bombinator.	624
Brachyodus.	723, 727
Brachyurus.	695
Bradypus	671
Branchiosaurus.	617
Branchiostoma.	592
Brithopus.	631
Brontosaurus.	635
Brontozoum.	637
Bubo.	658
Buceros.	658
Bufo.	624
Bunomeryx.	675

	Pages.
Buteo.	656
Butirinus.	608

C

Cacatua.	658
Caiman.	639
Calamoichthys.	605
Callithrix.	695
Callorhynchus.	602
Camelus.	677
Camptomus.	666
Camptosaurus.	636
Canis.	685
Capitosaurus.	620
Caprimulgus.	658
Carcharias.	600
Carcharodon.	596, 599, 725
Carettochelys.	641, 642
Castor.	688
Castoroides.	689
Casuarius.	654
Catopterus.	605
Caturus.	606
Cavia.	688
Cebus.	695
Centetes.	689
Centrina.	600
Centrolepis.	605
Cephalaspis.	613
Ceratias.	610
Ceratodus.	611
Ceratoptera.	600
Ceratosaurus.	635
Cercocebus.	695
Cercoleptes.	680
Cercopithecus.	695
Cestracion.	599
Cetiosaurus.	635
Cetorhinus.	600
Cetotherium.	683
Chalcides.	647
Chalicotherium.	677
Chamaeleo.	648
Charadrius.	657
Chauna.	656
Cheirolepis.	605
Chelone.	642
Chelydra.	642
Chimaera.	602
Chimaeropsis.	602
Chiloscyllium.	599
Chirogale.	692

	Pages.
Chiromys.....	692
Chirotes.....	648
Chlamydophorus.....	671
Chlamydoselachus.....	600
Choeropotamus.....	676
Cholœpus.....	671
Chondrosteus.....	605
Chrysochloris.....	689
Chrysothrix.....	695
Cimoliasaurus.....	633
Ciconia.....	656
Cladoselachus.....	598
Clidastes.....	646
Climatius.....	599
Clupea.....	608
Coccyzus.....	658
Cochliodus.....	599
Cochlops.....	671
Cœcilia.....	621
Cœlacanthus.....	604
Cœlolepis.....	612
Cœlopeltis.....	648
Cœlurus.....	635
Cœnolestes.....	668
Cœnotherium.....	676
Colobus.....	695
Colomba.....	658
Coluber.....	649
Colymboides.....	655
Colymbus.....	655
Compsognathus.....	636
Conchopoma.....	611
Conger.....	609
Coracias.....	658
Coregonus.....	608
Coronella.....	648
Coryphodon.....	679
Coturnix.....	657
Crex.....	657
Cricetus.....	688
Cricetodon.....	689
Cricotus.....	627
Crocodileimus.....	639
Crocodilus.....	639
Crotalus.....	649
Cryptobranchus.....	622
Cryptomeryx.....	676
Cryptoprocta.....	686
Crypturus.....	657
Ctenodus.....	611
Ctenolabrus.....	610
Cuculus.....	658
Cyclobatis.....	600
Cycloturus.....	671

	Pages.
Cynodictis.....	685
Cynognathus.....	630, 663
Cynonycteris.....	691
Cynopithecus.....	695
Cyon.....	685
Cyprinodon.....	609
Cyprinus.....	608
Cypselus.....	658
Cystophora.....	686

D

Dactylethra.....	624
Daedicurus.....	671
Dapedius.....	606
Dasornis.....	654
Dasyprocta.....	688
Dasypus.....	671
Dasyurus.....	668
Delphinus.....	682
Dendroperon.....	620
Dendrolagus.....	668
Dermatochelys.....	642
Desmodus.....	691
Deuterosaurus.....	631
Diadectes.....	631
Diaphorapteryx.....	702
Dicerobatis.....	600
Dichobune.....	675
Dicotyles.....	676
Dicrocerus.....	676
Dicynodon.....	631
Dideilotherium.....	671
Didelphys.....	668
Didelphops.....	668
Didunculus.....	658
Didus.....	658, 660
Dimorphodon.....	644
Dinichthys.....	614
Dinoceras.....	676, 679
Dinornis.....	654
Dinotherium.....	678
Diodon.....	610
Diomedea.....	656
Diphylla.....	691
Diplacanthus.....	614
Diplodocus.....	635
Diplognathus.....	614
Diprotodon.....	668
Dipterus.....	611, 726
Dipus.....	688
Dolichopithecus.....	697
Dolichosaurus.....	646

	Pages		Pages.
Dolichosoma.	618	Galeopithecus.	690
Dorcatherium.	676	Galesaurus.	631
Dremotherium.	676	Galeus.	600
Drepanaspis.	613	Gallus.	657
Dromaeus.	654	Gastornis.	654
Dromatherium.	667	Gastrosteus.	609
Dryolestes.	668	Gavialis.	639
Dryopithecus.	697	Gegenophis.	621
		Gelocus.	675
E		Geotria.	595
Echidna.	666	Gerbillus.	688
Elaps.	648	Gerrhonotus.	647
Elasmosaurus.	633	Giraffa.	676
Elephas.	678	Globicephalus.	682
Elginia.	630	Glyptodon.	671
Elops.	608	Gobio.	608
Emys.	642	Gomphognathus.	631
Enaliornis.	654	Gongylus.	647
Engraulis.	608	Goniopholis.	639
Enhydrina.	648	Gordonia.	631
Enhydrius.	686	Gorilla.	696
Entelops.	671	Goura.	658
Epicerium.	621	Grus.	657
Equus.	674	Gymnophis.	621
Erinaceus.	689	Gypaëtus.	656
Eryops.	647		
Erythromachus.	702	H	
Esox.	609	Hadrosaurus.	636
Esthonyx.	687	Hainosaurus.	646
Euchirosauros.	620	Halicore.	681
Eugnathus.	606	Halitherium.	681
Eumys.	689	Hapale.	695
Eupleres.	686	Hapalemur.	692
Euprotogonia.	672	Hapalops.	671
Eurynotus.	605	Harriota.	602
Eusthenopteron.	604	Hatteria.	628
Exocœtus.	609	Helladotherium.	676
		Heloderma.	647
F		Hemidactylus.	647
Falco.	656	Hemiganus.	672
Felis.	686	Heptanchus.	599
Felsinotherium.	681	Herpestes.	686
Fierasfer.	609	Hesperornis.	654, 659, 725, 733
Francolinus.	657	Heterodontus.	599
Fregata.	656	Hexanchus.	599
Fuligula.	656	Himantholophus.	610
		Hipparion.	674, 697, 703
G		Hippocampus.	609
Gadus.	609	Hippopotamus.	676
Galago.	693	Hippotigris.	674
		Holoptychius.	604
		Homea.	595

	Pages.
Homo	696, 697, 698
Homoeosaurus	628
Homunculus	696
Hyæna	686
Hyænarcos	686
Hybodus	599
Hydrochœrus	688
Hydrophis	648
Hydrosaurus	648
Hyla	624
Hylæobatrachus	622
Hylobates	695, 697
Hylodes	624
Hylonomus	627
Hymenochirus	624
Hyomoschus	676, 689
Hyopsodus	693
Hyootherium	676
Hyperodapedon	628
Hyperoodon	682
Hypogeophis	621
Hypsiprymnodon	668
Hypsocormus	606
Hyrachyus	674
Hyracodon	674
Hyracotherium	673, 702
Hyrax	678
Hystrix	688

I

Ibis	656
Ichthyomyzon	595
Ichthyophis	621
Ichthyornis	655
Ichthyosaurus	634
Ictitherium	686
Ictops	689
Iguana	647
Iguanavus	648
Iguanodon	630, 636
Indris	692
Inia	682
Ischodus	602
Isotemnus	677
Iynx	659

J

Janessa	599
-------------------	-----

K

Keraterpeton	618, 621
Kogia	682

L

	Pages.
Labrus	610
Lacerta	647
Laefnargus	600
Lagomys	687
Lagopus	657
Lamna	599
Lampetra	595
Laornis	656
Lariosaurus	632, 634
Larus	657
Lemur	692
Leontinia	677
Lepidosiren	611
Lepidosteus	606
Lepilemur	692
Lepus	687
Leuciscus	608
Limosa	657
Liodon	646
Lithornis	656
Lophius	610
Lophiodochœrus	674
Lophiodon	674
Loris	693
Lorius	658
Lota	609
Loxomma	620
Lutra	686
Lycæon	685
Lycosaurus	631

M

Macacus	695, 697
Macellodon	648
Macrauchenia	677
Macropus	604, 668
Macrorhinus	686
Macrorhynchus	637
Macroscelides	689
Macrotherium	677
Manatherium	680
Manatus	680
Manis	671
Mastodon	678
Mastodonsaurus	620, 726
Megaladapis	693
Megalichthys	604
Megalobatrachus	622
Megalonyx	671
Megalops	608
Megalornis	654

	Pages.		Pages.
Megalosaurus.	635	Myriacanthus.	602
Megalurus.	606	Myrmecobius.	668
Megamys.	689	Myrmecophaga.	671
Megapodius.	657	Myxine.	595
Megaptera.	683		
Megatherium.	671		
Melanerpeton.	618, 627	N	
Meleagris.	657	Naja.	648
Meles.	686	Nanosaurus.	636
Melopsittacus.	658	Nasalis.	695
Meniscotherium.	678	Nasua.	686
Menopoma.	622	Necrolemur.	693
Mergus.	656	Nematherium.	671
Merlucius.	609	Neobalæna.	683
Merops.	658	Neoceratodus.	611, 733
Mesodon.	606	Neomeris.	683
Mesonyx.	684	Neophron.	656
Mesopithecus.	696	Neoplagiaulax.	666
Mesosaurus.	632, 634	Nesodon.	678
Metaxytherium.	681	Nesopithecus.	692, 696
Metopias.	620	Nestor.	658
Metriorhynchus.	637	Neurogymnurus.	689
Miacis.	684	Nothosaurus.	632, 643
Microcebus.	692	Nothrotherium.	671
Microchoerus.	693	Nothura.	657
Microlestes.	666	Notidanus.	599
Micromeryx.	676	Notornis.	660
Midas.	694	Notoryctes.	668
Milvus.	656	Nototherium.	668
Miniopterus.	691	Numida.	657
Mixodectes.	689	Nycteris.	691
Mixosaurus.	633	Nycticebus.	693
Mœritherium.	678	Nyctipithecus.	695
Molge.	622		
Monachus.	686	O	
Monodon.	682	Ochotona.	687
Mordacia.	595	Ocydromus.	702
Mormyrus.	608	Odontornis.	725
Morosaurus.	635	Okapia.	676
Mosasaurus.	646	Ophiderpeton.	618
Moschus.	676	Ophthalmosaurus.	634
Mugil.	609	Opisthocomus.	657
Mullus.	610	Opolemur.	692
Muræna.	609	Orca.	682
Mus.	688	Oreodon.	676
Mustela.	686	Oreopithecus.	697
Mustelus.	600	Ornithocheirus.	644
Mycetes.	695	Ornithomimus.	636
Myliobatis.	600	Ornithorhynchus.	666
Myloodon.	671	Orodus.	599
Mylostoma.	614	Orthogoriscus.	610
Myogale.	689		
Myopotamus.	688		
Myoxus.	688		

	Pages.
Orycteropus.	670
Osmeroides.	608
Osmerus.	608
Ossifraga.	656
Osteolepis.	604
Ostracion.	610
Otaria.	686
Otis.	657
Otocyon.	685
Otus.	658
Oudenodon.	631

P

Pachycormus.	678
Pachyrucus.	678
Palæudypetes.	655
Palæobatrachus.	624
Palæochærus.	676
Palæocerinaceus.	689
Palæohatteria.	622
Palæolagus.	687
Palæomastodon.	678
Palæonictis.	684, 686
Palæoniscus.	605
Palæopython.	649
Palæortyx.	657
Palæospinax.	599
Palæosyops.	675
Palæospondylus.	612
Palæotherium.	674, 678, 703
Palæotringa.	657
Palæophis.	649
Palamedea.	656
Panochtus.	671
Pantolambda.	679
Pantolestes.	672, 675
Papio.	695
Paramys.	688
Paramyxine.	595
Parasuchus.	635
Pareiasaurus.	630
Patriofelis.	684
Pelagosaurus.	639
Pelecanus.	656
Pelobates.	624
Pelodytes.	624
Pelosaurus.	618
Pelycodus.	693
Peragale.	668
Perameles.	667, 670
Perca.	610
Percopsis.	609

	Pages.
Perdix.	657
Periptychus.	679
Perodicticus.	693
Petalodus.	599
Petaurus.	668
Petromyzon.	595
Phacochærus.	676
Phaëton.	656
Phalacrocorax.	656
Phalanger.	668
Phaneropleuron.	611
Phanerosteon.	605
Phascolarctos	668
Phascolomys	668
Phascolotherium.	668
Phasianus.	657
Phenacodus.	672, 673, 684
Phoca.	686
Phocæna.	682
Phœnicopterus.	656
Pholidophorus.	608
Phyllodactylus.	647
Physeter.	682
Picus.	658
Pipa.	624
Pithecanthropus.	697
Placodus.	631
Plagiaulax.	666, 668
Platalea.	656
Platanista.	682
Platyops.	620
Platysomus.	605
Plecotus.	691
Plesictis.	686
Plesiocetus.	683
Plesiosaurus.	633
Pleuraspidotherium.	672
Pleurosaurus.	628
Pliohyrax.	678
Pliopithecus.	697
Plioplatecarpus	646
Pliosaurus	633
Plotus.	656
Pleuracanthus.	598
Podiceps.	655
Poëbrotherium	677
Polymastodon.	667
Polyodon.	607
Polypterus.	733, 605
Pontoporia.	682
Porcula.	676
Porphyrio.	702
Potamochærus.	676
Potamogale.	689

	Pages.		Pages.
Scomber.	610	Talpavus.	689
Scombrosox.	609	Tamandua.	671
Scopelus.	609	Tantalus.	656
Scops.	658	Tapirus.	689
Scotæops.	671	Tarsipes.	668
Scyllium.	599	Tarsius.	692, 696
Scymnus.	600	Tatusia.	671
Sebastes.	610	Teleosaurus.	639
Seeleyia.	627	Telerpeton.	628
Selachus.	596, 600	Telmatornis.	657
Semionotus.	606	Telmatotherium.	675
Semnopithecus.	695, 697	Testudo.	642
Seps.	647	Thalassochelys.	642
Serpentarius.	656	Thoracosaurus.	639
Serranus.	610	Thryssopater.	608
Silurus.	608	Thunnus.	610
Simia.	695, 697	Thylacinus.	668
Siphonops.	621	Thylacoleo.	668
Siren.	622	Tillotherium.	687
Sivatherium.	677	Tinamus.	657
Sorex.	689	Tinca.	608
Spalacotherium.	668	Titanichthys.	614
Spalax.	688	Titanotherium.	675
Spelerpes.	622	Toatherium.	677
Spermophilus.	687, 689	Tomistoma.	639
Sphargis.	642	Toxodon.	678
Sphenacanthus.	599	Trachosteus.	614
Spheniscus.	655	Tragulus.	676
Sphenodon.	628	Trematosaurus.	620
Sphyrna.	600	Tribonyx.	702
Spinacanthus.	610	Triceratops.	636
Spinax.	600	Trichechus.	686
Squalodon.	682	Trichoglossus.	658
Squaloraja.	602	Triconodon.	668
Squatina.	733	Trigla.	610
Stegodon.	678	Triodon.	610
Stegosaurus.	636	Trionyx.	641
Stegotherium.	671	Triton.	622
Stereognathus.	667	Tritylodon.	631, 667
Stereorachis.	620, 631	Tropidonotus.	648
Sterna.	657	Trygon.	600
Stringops.	658	Tupaja.	689
Strix.	658, 660	Tupinambis.	647
Struthio.	654	Turnix.	657
Stylinodon.	672	Turtur.	658
Sula.	656	Typhlomolge.	622
Sus.	676	Typhlonectes.	621
Symbranchus.	609	Typtotherium.	678
Syngnathus.	609		
Systemodon.	674		
T		U	
Tadorna.	656	Uintatherium.	679
Talpa.	689	Umbra.	609
		Undina.	604

B — 7653. — Libr.-Imprimeries réunies, 7, rue Saint-Benoît, Paris.
